DIE DORSALE STAMMUSKULATUR DES FROSCHES WÄHREND DER METAMORPHOSE

INAUGURAL-DISSERTATION
DER MATHEMATISCHEN UND NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT DER
KAISER-WILHELMS-UNIVERSITÄT
STRASSBURG
ZUR ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE

VORGELEGT VON

HELENE MÜLLER
AUS HILCHENBACH IN WESTF.

R. UNIV. BIBLIOTHEEK LEIDEN

MIT 2 FIGUREN IM TEXT UND TAFEL II—IV

LEIPZIG
WILHELM ENGELMANN
1917

(Sonderabdruck aus: »Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie«, Bd. CXVIII, Heft 2.)

MEINEN LIEBEN ELTERN!

Während der Metamorphose erfährt die dorsale Stammuskulatur des Frosches eine weitgehende Veränderung: aus dem Fischmuskeltypus entwickelt sich der Muskulaturtypus der höheren Wirbeltiere.

Sowohl der Fischmuskeltypus der Froschlarve, als auch seit ZENKERS Batrachomyologia, die Anatomie des ausgebildeten Frosches, sind bekannt und ausführlich beschrieben. Die Veränderungen in der dorsalen Stammuskulatur während der Metamorphose sind nur ihrem allgemeinen Verlauf nach bekannt. Über die speziellen morphologischen Vorgänge finden sich, ebenso wie über die histiologischen Einzelheiten des Metamorphosenprozesses an der Rückenmuskulatur, nur sehr wenig Angaben in der Literatur.

STEINHEIM (19) und GOETTE (7) haben die Tütenform der Fischmuskeln bei der Froschlarve ausführlich beschrieben. In dem Ruderschwanz besitzt die Larve das typische Lokomotionsorgan der Fische. Die Fischmuskelform setzt sich aber auch in den Rückenmuskeln bis zum Schädel fort. Nach STANNIUS (18) und GOETTE besteht die dorsale Larvenmuskulatur vom Schwanzende bis zum Kopf in ihrer ganzen Länge aus zwei Muskelmassen, einer oberen und einer unteren. Diese sind durch die Anlagen der Wirbelquerfortsätze getrennt und in ganzer Ausdehnung von meist geschwungenen Ligamenta intermuscularia durchsetzt.

A. SCHNEIDER (17) sieht den Unterschied zwischen Larvenmuskulatur und Muskulatur des erwachsenen Frosches in dem Vorhandensein von interligamentalen Fasern bei der Larve und von interostealen Fasern beim erwachsenen Frosche. Mit Ausnahme der Insertion am

Vorderende des Körpers ziehen die interligamentalen Fasern nur von Ligament zu Ligament, ohne an Knochen oder Knorpel der Wirbelsäule Ansatz zu nehmen. Im Gegensatz dazu steht beim erwachsenen Frosch der Typus der interostealen Muskel, die von Knochen zu Knochen des Skelettes ziehen. Außer den interostealen Muskeln hat der erwachsene Frosch noch die langen Rückenmuskeln, die jeweils nur am vorderen und hinteren Körperende von Knochen entspringen, sich in ihrer ganzen übrigen Ausdehnung aber von den darunter liegenden interostealen Muskeln abheben lassen. Auch sind die Fasern des langen Rückenmuskels den Körpersegmenten entsprechend geteilt. Stannius hat ebenfalls die Rückenmuskulatur der entwickelten Batrachier beschrieben. Danach besteht sie aus sehr unvollkommen gesonderten, von schrägen und geschwungenen Ligamenta intermuscularia durchsetzten Längsmuskeln, welche die freien Enden der meisten Querfortsätze mit Ausnahme solcher, die sehr verbreitert und von den dorsalen Muskeln bei weitem nicht in ganzer Ausdehnung bedeckt sind, umfassen, und aus Systemen kleiner tiefer Bündel, welche zwischen einzelnen Wirbelfortsätzen liegen (Mm. interobliqui und intertransversarii).

v. Klein (8) und Ecker-Gaupp (4) geben ausführliche anatomische Beschreibungen der Muskeln. Nach beiden zieht der lange Rückenmuskel als Longissimus dorsi vom Hinterhaupt seitlich von den Proc. spin. abwärts bis ans Ende des Os coccygis. v. Klein beschreibt zwischen verschiedenen Wirbelfortsätzen drei verschiedene Muskelgruppen: Mm. interobliqui, intertransversarii und interspinales. Die beiden ersten Gruppen finden sich bei Ecker-Gaupp als Intercrurales und Intertransversarii. Eine den Interspinales entsprechende Gruppe beschreibt Ecker-Gaupp nicht. Als Coccygeo-lumbaris bezeichnet v. Klein einen unter dem hinteren Ende des Longissimus dorsi liegenden Muskel, dessen innerer Teil an der Seite des Os coccygis entspringt und sich an die hintere Seite des Proc. obliq. des 8. Wirbels inseriert, während der äußere Teil frei am Coccygeo-iliacus in die Höhe geht und breit den unteren Rand des Proc. transvers. des 9. Wirbels umfaßt. Nach Ecker wird dieser Muskel, den er als Coccygeo-sacralis bezeichnet, von den hintersten Intercrurales und den hintersten Intertransversarii, die vom 9. Wirbel kommen, gebildet. Den übrigen Raum zwischen Os coccygis und dem langen Os ileum füllt nach beiden Autoren der Coccygeo-iliacus aus. Während v. Klein als Ileo-lumbaris einen Muskel beschreibt, der an der Spitze des Ileum entspringt und an den Proc. transvers. des 8.—5. Wirbels ansetzt, stellt nach Ecker der Ileo-lum-

baris eine große Muskelmasse dar, die er in eine Pars medialis und Pars lateralis teilt. Die Pars medialis zieht dorsal über die Querfortsätze bis zu dem des 4. Wirbels hinweg, so daß die Intertransversarii als die tiefsten Schichten dieser Muskelmasse erscheinen. Die Pars lateralis umgreift die Spitzen und Ventralflächen der Proc. transvers. Bis zum 7. Wirbel verläuft der hinterste Teil dieser Muskellage unsegmentiert.

Die Bezeichnungen von Ecker-Gaupp haben sich am meisten eingebürgert. Auch sind bei Ecker-Gaupp die zahlreichsten und genauesten Abbildungen vorhanden.

Die Vorgänge der Metamorphose an den Rückenmuskeln der Batrachier werden von den verschiedenen Autoren in sehr verschiedener Weise dargestellt.

Steinheim beschreibt als wesentlichsten Vorgang die Umwandlung der Schalenmuskel der Fische in die Längsfasermuskel höherer Wirbeltiere. Bis zum vollständigen Schwund des Schwanzes bleibt die Fischmuskelform erhalten, darauf erkennt man sie nur noch an schwachen und nicht mehr so regelmäßigen Querlinien. Zugleich haben diese Linien ihren Winkel mit der Mittellinie des Rückens verändert; der ehemals nach vorn spitze Winkel hat sich in einen rechten verwandelt. Den Mechanismus dieser Veränderung erläutert Steinheim nicht weiter. Infolge der Ausbildung des Steißes kommt es zur Neubildung zweier Muskelgruppen, die beide an der Spitze des Os ileum ihren Ansatz nehmen. Steinheim unterscheidet eine nach oben ziehende Muskelgruppe, dem Quadratus lumborum vergleichbar, und eine nach abwärts sich erstreckende, die den Glutaei entspricht. Eine Beschreibung der Entstehungsart der neuen Muskel fehlt.

Stannius spricht nicht von der Entstehung neuer Muskel, er betont nur neben dem Schwinden der Schwanzmuskulatur die bedeutende Reduktion der unteren Rumpfmuskel. Reste derselben bestehen nur in paarigen, zwischen der hinteren Strecke der Wirbelsäule und dem Os ileum gelegenen Muskeln (M. quadrati lumborum Dugès, M. ileolumbales Klein) und in den vorderen Mm. recti capitis laterales.

Nach Goette besteht die Metamorphose in einer topographischen Umlagerung der Muskelmasse. Nachdem es zur Ausbildung der Wirbelbögen und Querfortsätze und damit zur Trennung der dorsalen Muskelmasse in eine obere und untere Lage gekommen ist, werden die Wirbelbögen sowohl von oben wie unten her etwas zusammengedrückt, und die Querfortsätze nehmen ihre endgültige horizontale Stellung ein. Demzufolge legen sich die oberen Muskelhälften aus der Höhe median-

wärts auf die Wirbelbögen um und verbinden sich mit ihnen in ihrer ganzen Breite. Die lateralen Teile werden von den lateralwärts auswachsenden Rippenfortsätzen mitgenommen und so nach außen gelagert. Dadurch vermehren sich auch die Befestigungspunkte der Muskeln an den Rippenfortsätzen. Auf ähnliche Weise wird die untere Lage der dorsalen Stammuskeln flacher und breiter und zuletzt in ihrer ganzen Masse unter die Rippenfortsätze verschoben. Infolge dieser Abflachung der Muskelplatten sind auch die aufrechten Scheidewände bedeutend reduziert und in breite platte Sehnen verwandelt worden, die in ihrer ganzen Ausbreitung mit den Skeletteilen zusammenhängen. In den oberflächlichsten Schichten der oberen Lage bleiben freie Sehnen bestehen oder sie verschwinden ganz, wodurch einzelne Muskelabschnitte miteinander verschmelzen, wie z. B. hinter dem 9. Wirbel in der ganzen Masse der daselbst erhalten bleibenden Stammmuskeln, wozu drei bis vier Segmente beitragen.

Goette läßt nun im weiteren Verlaufe der Umbildung der dorsalen Muskulatur aus der oberflächlichen mit Inscriptiones tendineae versehenen Masse den Longissimus dorsi (Ecker), aus den tieferen Schichten der oberen Lage die Mm. intercrurales und intertransversarii superiores, endlich aus der ganzen unteren Stammuskellage die Mm. intertransversarii inferiores hervorgehen. Da bei den Intertransversarii vom 2.—9. Wirbel der Faserverlauf in beiden Schichten gleich gerichtet bleibt, ist die Zweiteilung hier nicht so deutlich. So erklärt Goette, warum von den meisten Autoren, z. B. Ecker, nur eine Lage der Intertransversarii unterschieden wird. Hinter dem 9. Wirbel bleiben die Fortsetzungen der Mm. intertransversarii für immer durch eine dreieckige Bindegewebsplatte in eine obere und eine untere Portion getrennt. Die erstere verbindet sich mit der Fortsetzung der Mm. intercrurales zum Coccygeo-sacralis, in der anderen, oder dem Ende der Stammuskellage, stellt sich der Faserverlauf allmählich schräg nach außen und abwärts, so daß endlich die vorderen Muskelenden am Hüftbein und die hinteren am Steißbein sich befestigen: so entsteht der M. coccygeo-iliacus. Mit Rücksicht auf die wenngleich vorübergehende Gliederung der Rippenfortsätze unterscheidet Goette die äußeren Teile der Intertransversarii, die an den Rippen befestigt sind, als Mm. intercostales superiores und inferiores von den eigentlichen Intertransversarii. Wie die Sonderung dieser Muskelgruppen im einzelnen vor sich geht, hat Goette nicht beschrieben.

Hingegen macht Goette genauere Angaben über die Entstehung des Ileo-lumbaris, der nach ihm vom Ileum an der Seite der Rippen-

fortsätze entlang bis zum 4. Wirbel verläuft. Er entsteht als Extremitätenmuskel aus der äußeren Segmentschicht und kommt später unter Erzeugnisse der inneren Segmentschicht, die lateralen Ränder der Intertransversarii, zu liegen. Seine Fasern entstehen durch Verschmelzung mehrerer Zellen, wodurch keine wesentliche Vermehrung der Masse hervorgerufen wird, wie es bei dem Auswachsen einer jeden Zelle zu einer einzelnen Muskelfaser der Fall wäre.

A. Schneider (17) stellt die Metamorphose der Rückenmuskulatur dar als Resorption sämtlicher larvaler interligamentaler Fasern und Neubildung sowohl der interostealen wie der langen Rückenmuskeln. Die Mm. intertransversarii und interspinales sollen, während die Knochen der Wirbelsäule sich bilden, wahrscheinlich schon vorher entstehen. Aber auch innerhalb der Larvenmuskulatur an den Rändern, welche der medianen Rückenlinie zunächst liegen, entwickeln sich neue Muskelfasern. Diese bilden den Extensor dorsi communis. Beim Übergang in den definitiven Zustand schwindet zunächst der Schwanz, darauf die übrige interligamentale Larvenmuskulatur, welche die Wirbelsäule umhüllte. Weitere Einzelheiten über die Entstehung der neuen Muskeln fehlen. Auch Dugès macht vom gesamten Metamorphosenprozeß der Rückenmuskulatur keine ausführlichen Angaben.

Sehr viel zahlreicher als über die morphologischen Vorgänge sind die Angaben über die histiologischen Prozesse, denen die Muskelfasern bei der Metamorphose unterworfen sind. Dazu kommen noch die zahlreichen Untersuchungen über Muskelbildung und Muskeldegeneration überhaupt. A. Schneider (17) macht über die histiologischen Vorgänge nur gelegentliche allgemeine Angaben. Beim Untergang der interligamentalen Fasern zerfällt danach die fibrilläre Substanz in Trümmer, um sich später aufzulösen. Die Muskelneubildung beschreibt Schneider beim Extensor dorsi communis: Innerhalb der Fascien der Larvenmuskeln entstehen neue Muskelfasern, die sich von den alten untergehenden auf Querschnitten leicht durch die Kleinheit ihrer Primitivbündel und die stärkere Lichtbrechung unterscheiden. Als Erster hat S. Mayer (11) die zerfallende Muskelfaser beschrieben und als sarcolytisch bezeichnet. Danach erfolgt innerhalb des Sarcolemmschlauches zunächst ein Auseinanderweichen der Muskelsäulchen. Dadurch, daß diese Säulchen darauf der Quere nach entzweibrechen, entstehen quergestreifte Muskelbruchstücke verschiedenster Gestalt, die Mayer als Sarcolyten bezeichnet. Allmählich geht die parallel zur Längsachse der Muskelfaser angeordnete Lagerung der Sarcolyten verloren, und es entsteht eine unregelmäßige Anordnung derselben inner-

halb des Sarcolemma. Die Querstreifung geht verloren, die fibrilläre Substanz wird in eine dem Sarcoplasma vielleicht ähnliche oder sogar identische Substanz verwandelt, und schließlich erscheinen die Sarcolyten als homogene glänzende Gebilde, die in Zellen eingeschlossen sein können. Mayer konstatiert amöboide Beweglichkeit dieser Zellen, läßt aber die Frage offen, ob es sich um Leucocyten handelt, welche die Muskelfragmente aufgenommen haben, oder ob der Muskelinhalt durch Zerklüftung direkt in amöboide Zellen mit eingeschlossenem Kern verwandelt worden ist. Schließlich läßt er die Muskelreste als Zellen ins Blut gelangen, wo sie zum Aufbau des Organismus verbraucht werden.

Der Deutung dieser Muskelbilder als Zerfallsprodukte der Muskelfasern schlossen sich Loos (9) und Barfurth (1a) an. Damit trat die bis dahin vorherrschende Margo(10)-Panethsche (15) Sarcoplastentheorie in den Hintergrund, nach der diese Muskelbilder Neubildungserscheinungen postembryonaler Muskelfasern sein sollten.

Die auch von Mayer offengelassene Frage des Abbaues der Sarcolyten durch Leucocyten oder Auflösung in der Körperflüssigkeit ist auch durch die späteren Arbeiten zu keiner allgemein gültigen Lösung gebracht worden.

Barfurth (1a) und Bataillon (2) sprechen sich für eine Beteiligung von Leucocyten in der Rolle von Phagocyten aus. Letzterer betrachtet die Phagocytose allerdings nur als facteur accessoire. Loos (9) läßt die Auflösung der Muskelbruchstücke in der Körperflüssigkeit ohne Phagocytose vor sich gehen. Metschnikoff (12) endlich nimmt eine intracelluläre Verdauung innerhalb der phagocytären Muskelbruchstücke an.

In seiner allgemeinen Darstellung von Muskelbildung und Muskeldegeneration kommt Schaffer (16) zu dem Schluß, daß der Zerfall von Muskelfasern durch einen normalen physiologischen Vorgang eingeleitet wird. Durch Kontraktion kommt es zur Entstehung von Verdichtungsknoten. Der weitere Verlauf der Degeneration kann sich verschieden gestalten, je nachdem es sich um ein Wachstum in die Länge oder um Bildung neuer Fasern handelt. Es kann entweder nur der äußere fibrilläre Mantel der Faser zerfallen, so daß Faserteile als kernhaltiger axialer Protoplasmastrang übrig bleiben, oder die Fasern brechen im weiteren Verlauf der Degeneration an den Verdichtungsknoten ganz durch. Dadurch entstehen die Sarcolyten als längere oder kürzere Bruchstücke der Muskelfasern. Schließlich kommt es zur vollständigen Einschmelzung der Sarcolyten. Schaffer macht einen

Unterschied zwischen der physiologischen Sarcolyse embryonaler Muskelfasern, die ohne Zutun von Leucocyten in der Körperflüssigkeit resorbiert werden und zwischen der Sarcolyse älterer Fasern, bei der infolge des größeren Materials Leucocyten eine Rolle spielen. Die Sarcolyse ist nach SCHAFFERS Auffassung ein normaler physiologischer Regenerationsvorgang. Ähnlich wie der Knochen, hat danach das Muskelgewebe kein gleichmäßiges Wachstum, sondern ist einem stetigen Auf- und Abbau unterworfen. Das Wachstum der Muskelfasern ist durch sarcolytischen Zerfall unterbrochen, im Anschluß an den Muskelneubildung erfolgen kann.

Eine andre Art von Degeneration an quergestreiften Muskelfasern haben ZENKER (21) und WALDEYER (20) an pathologischen Vorgängen beschrieben unter dem Namen der körnigen und wachsartigen Degeneration. Während ZENKER vor allem die Veränderungen der fibrillären Substanz betont, legt WALDEYER besonderen Wert auf die Rolle der Muskelkörperchen bei diesem Prozeß. Nach ZENKER nimmt die fibrilläre Substanz ein körniges bis wachsartiges Aussehen an. Eine Wucherung von Muskelkörperchen beobachtete er nur in einer untergeordneten Zahl von Fällen. WALDEYER dagegen sah stets eine intensive Wucherung der Muskelkörperchen, die nicht nur in der Vermehrung der Kerne, sondern auch in der Anhäufung von Protoplasma bestand. Es läßt sich nicht unterscheiden, ob das körnige Aussehen der Faser von der Veränderung der fibrillären Substanz oder vom Protoplasma der Muskelkörperchen veranlaßt ist. Infolge der Wucherung der Muskelkörperchen nimmt die Zahl der Muskelzellen derart zu, daß der gesamte Inhalt einer Muskelfaser in eine äquivalente Zahl von Zellen innerhalb des von ihm so genannten »Muskelzellenschlauches« verwandelt erscheint. Die von ZENKER als wachsartig beschriebenen Fasern läßt WALDEYER durch rein mechanische Veranlassung, nämlich starke Kontraktion affizierter Muskelfasern, zustande kommen. Während ZENKER das Zugrundegehen der Muskelkerne annimmt, konstatierte WALDEYER in allen Fällen mittels Essigsäure ihre Erhaltung.

Hingegen stimmen beide Autoren darin überein, daß es zu einer Muskelfaserneubildung innerhalb der körnig degenerierten Fasern kommt. So auffallend die reichliche Anhäufung von Muskelkörperchen in den Muskelzellenschläuchen anmuten mußte, so schreibt WALDEYER ihnen doch keinerlei Beteiligung an der Muskelfaserneubildung zu. Er beobachtete im Gegenteil häufig eine bis zur fettigen Degeneration fortschreitende Veränderung und allmähliches Zugrundegehen dieser

Zellschläuche. Die neuen Muskelfasern entstehen nach Zenker wie Waldeyer aus den Bindegewebszellen des Perimysium internum. Waldeyer dehnt den Entstehungsort auch auf die Adventitialzellen der kleinsten Gefäße und Nervenscheiden aus. Die Bindegewebszellen sollen zu spindelförmigen Zellen auswachsen, miteinander verschmelzen und schließlich am Rande Querstreifung aufweisen. Allerdings ist bei Zenker die Beobachtungsreihe nicht geschlossen.

Nach der Auffassung der meisten andern Autoren geht die regeneratorische Neubildung von Muskelfasern nur aus Elementen der alten Faser vor sich. Vornehmlich sind es die Spindelzellen, die sich von den alten Fasern abspalten. Durch Vermehrung des Protoplasmas aus der veränderten kontraktilen Substanz und durch Kernteilung sollen die abgespaltenen Spindelzellen wachsen und junge Fasern bilden (Kraske, Fraisse [6], Barfurth [1b], Bremer). Daneben stehen die Beobachtungen Neumanns (14) und Nauwercks (13), die ein Auswachsen seitens der Faserstümpfe, terminale und seitliche Knospenbildung, feststellten. Dieser Bildungsart ist der eine der beiden von Schaffer beschriebenen Typen der Muskelregeneration analog. Danach wachsen, nachdem der fibrilläre Mantel durch Sarcolyse zugrunde gegangen ist, Fasern vom axialen kernhaltigen Protoplasmastrange aus. Bei der Sarcolyse mit vollständigem Zerfall der Fasern hingegen sollen nach Schaffer Muskelkörperchen frei werden. Da diese Muskelkörperchen auswachsen und zu jungen Fasern heranwachsen sollen, bezeichnet sie Schaffer als Sarcoplasten (Barfurth, Kraske).

Das allgemeine normale Wachstum beginnt nach dem in seinen Grundzügen allgemein bekannten embryonalen Wachstumsmodus, wonach beim Dickenwachstum neue Fibrillen durch Bildung aus embryonalem Material hervorgehen. Schon in frühembryonalen Lebensstadien hört aber dieser Bildungsmodus auf. Nach Felix (5) tritt mit diesem Zeitpunkt eine Periode des Wachstumsstillstandes ein. In diese Periode verlegt Schaffer die Sarcolyse und Beschaffung neuen Bildungsmaterials durch die Sarcoplasten. Bei Wiederaufnahme des Wachstums wächst der Muskel niemals mehr nach dem embryonalen Typus des Dickenwachstums, sondern nur noch durch Längsteilung der Fasern. Diese Längsteilung von Fasern erfolgt nach Felix nur in den Weismannschen Kernreihenfasern, die von einer Bindegewebshülle umgeben sind, den Muskelknospen oder Muskelspindeln andrer Autoren. Indem die Bindegewebshülle schwindet, werden diese Gebilde zu gewöhnlichen Muskelfasern. Schaffer konstatierte Längsteilung an Fasern, ohne daß eine Bindegewebshülle vorhanden gewesen wäre.

Eine Muskelfaser bleibt dabei so lange spaltungsfähig, als sie innenständige Kerne besitzt.

Eine übersichtliche und einheitliche Darstellung derjenigen Bildungsarten, die während der Metamorphose des Frosches bei jeder einzelnen sich neu bildenden Muskelgruppe beteiligt sind, liegt nicht vor. Die mir von Prof. Dr. Goette gestellte Aufgabe, das Verhalten der dorsalen Stammuskulatur im einzelnen während der Metamorphose zu verfolgen, mußte sich naturgemäß dahin erweitern, daß ich bestrebt war, festzustellen, welche der verschiedenen histiologischen Bildungsarten der morphologischen Sonderung der verschiedenen Muskelgruppen zugrunde liegen.

A. Beschreibender Teil.

Als Untersuchungsmaterial benutzte ich alle Stadien von den eben aus dem Ei geschlüpften Larven bis zu entwickelten Tieren von *Rana temporaria*. Die Objekte waren meist in Alkohol, einige in Zenker-scher Flüssigkeit, andre in Kaliumbichromat und Essigsäure nach Tellyesniczky fixiert und in Alkohol gehärtet. Es wurden Paraffinschnitte in einer Dicke von 5—10 μ ausgeführt und mit Hämatoxylin Delafield und Eosin gefärbt.

Die Fischmuskelform zeigt sich bei der Froschlarve bereits bei sehr jungen Stadien abgeändert. Während starke Verschiebungen, besonders der oberen Muskelschichten, zum Achsenskelett stattfinden, wird die gesamte dorsale Larvenmuskulatur in allen ihren Teilen regeneriert.

In verschiedenen Wachstumszonen entstehen neue Muskelgruppen, die Muskeln bilden an Stellen, an denen vorher keine vorhanden waren, oder die in die alte interligamentale Muskulatur hineingeschoben werden. In dem Maße, als die alten Fasern funktionslos werden, gehen sie zugrunde, insbesondere die ganze ventrale Lage der dorsalen Muskulatur. Da auch der Longissimus dorsi, ohne ein neuer Muskel zu sein, vollkommen regeneriert wird, ist von der larvalen Muskulatur beim entwickelten Frosch nichts mehr vorhanden.

Allgemeine Gestaltsveränderung der dorsalen Gesamtmuskelmasse.

Die Rückenmuskulatur einiger wenige Tage alten Larve zeigt auf Sagittalschnitten, wie Taf. II, Fig. 1, das typische Bild des Seitenrumpfmuskels der Fische. Die einzelnen Muskelsegmente (*m*) sind tütenartig mit der Spitze nach vorn ineinander geschoben. Die Spitze

der Zacken der Muskelsegmente (*m*) liegt ungefähr in der Höhe der Chorda.

Schon bei den jüngsten Stadien ist zu sehen, daß die Fischmuskelform bei der Froschlarve eine Änderung erfahren hat. Da bei der Froschlarve die dorsale Muskelmasse des Rumpfes als Lokomotionsorgan nicht in Betracht kommt, erreichen die Muskelsegmente nicht mehr die Höhe über dem Nervenrohr wie bei den Fischen. Die dorsale Muskulatur dient hier lediglich noch zur Einstellung des Rumpfes. Infolgedessen wird oberhalb des Nervenrohres in der Medianlinie des Rückens keine Sehne mehr ausgebildet, an der die obersten Muskelgruppen sich anheften könnten.

Die Muskelmasse sinkt in sich zusammen und weicht nach der Seite aus. Auf diese Weise erhält die dorsale Gesamtmuskelmasse auf Querschnitten die Gestalt eines von der Medianlinie abgebogenen Hakens, wie Taf. II, Fig. 2 zeigt. Während die Muskelplatte *m* in ihrer Hauptmasse parallel zur Höhenachse aufsteigt, sehen wir die obersten Muskelschichten *mo* infolge ihres Zusammensinkens in der Höhe des Nervenrohres fast senkrecht dazu verlaufen. Mit fortschreitendem Wachstum schreitet diese Gestaltsveränderung der Muskelplatte fort (Taf. II, Fig. 3). Die obersten Muskelgruppen heften sich an einer starken bindegewebigen Fascie (*bf* in Taf. II, Fig. 3 und 4) an. Da die obersten Muskelgruppen die Zone des intensivsten Wachstums darstellen und verstärkt durch das im gleichen Sinne wirkende Emporwachsen der Leibeshöhle, nähert sich der Muskel mit fortschreitendem Wachstum wieder mehr der Mittellinie.

Mit der Ausbildung der Wirbelbögen, die in den neben dem Nervenrohr liegenden muskelfreien Partien einen günstigen Raum zur Entwicklung finden, ist die erste Phase dieser topographischen Lageveränderung vor der Ausbildung der Wirbelquerfortsätze beendet. In Taf. II, Fig. 4, die diesem Stadium entstammt, sehen wir ein starkes bindegewebiges Septum (*s*), das vom Wirbelbogen (*u*) unter Durchquerung der ganzen Muskelplatte bis zur Innenseite des Bauchfells zieht. Durch dieses Septum ist die Gesamtmuskelmasse in eine obere (*mo*) und eine untere (*mu*) Lage getrennt. In diesem Septum haben wir zweifelsohne einen verstärkten Teil der schräg aufrecht gestellten Muskelsepten zu erblicken, die im übrigen bis auf kleine Reste im Longissimus dorsi allmählich aufgelöst werden. Die Querfortsätze wachsen in diese Sehne hinein und bringen dadurch die in der beschriebenen Anordnung der Muskelplatte eingeleitete Trennung in eine obere und untere Muskellage zum vorläufigen Abschluß. Durch das

anhaltende Wachstum der oberen Lage rücken die Muskelfasern immer näher an die Wirbelbögen heran, so daß schließlich der ganze verfügbare Raum ausgefüllt wird. Nach Anheftung der Muskel am Skelett wird infolge der Abplattung der Wirbelbögen und des Wachstums der Querfortsätze die in Querschnitten schräge Anordnung der oberen Muskellagen immer mehr verstärkt, bis schließlich die flache Lage des Longissimus dorsi entsteht (Taf. III, Fig. 11). Im Zusammenhang mit diesen Vorgängen schreitet die Verkürzung der schrägen Muskelsepten zu kurzen platten Sehnen fort (Taf. II, Fig. 4, Fig. 9). Durch die Entstehung neuer Muskeln, die sich im Gegensatz zu den interligamentalen Fasern, die nur indirekt durch ihre Septen am Skelett befestigt sind, unmittelbar an das Skelett ansetzen, ist im wesentlichen der Muskeltypus der höheren Wirbeltiere erreicht. Die Stammuskulatur der Larve läßt sich zwar noch lange Zeit erkennen, doch wird besonders infolge Ausbildung der Gliedmaßen die rein segmentale Anordnung immer mehr verdeckt. Die aus den Querfortsätzen mit den zwischen ihnen entstehenden jungen Muskelgruppen gebildete Trennungsschicht, durch die die einzelnen Segmente der Larvenmuskulatur in eine obere und eine untere Lage getrennt werden, ist ursprünglich, besonders während der Bildung der jungen Muskeln nicht kontinuierlich. Sie besteht vielmehr aus Abschnitten, die in den verschiedenen Segmenten in verschiedener Höhe von unten vorn schräg nach hinten oben gerichtet sind. Dieses Verhalten ist die Folge einer von vorn nach hinten zu sich immer stärker ausprägenden, nach hinten gerichteten Verschiebung der Muskellagen gegenüber dem Achsenskelett. Die oberen Lagen der einzelnen Muskelsegmente erleiden die stärkste Verschiebung; da zudem diese Verschiebung für die einzelnen Muskelsegmente ungleichmäßig ist, erreichen, besonders gegen den Schwanz zu, nicht mehr alle Segmente die oberste Lage, sondern werden von den nach hinten verlagerten Partien der vorderen Segmente überlagert. Auch werden einzelne Segmente derart verdrängt, daß, besonders infolge der schon früh einsetzenden Resorption der Ventrallagen, nicht alle ursprünglich vorhandenen interligamentalen Muskelsegmente ihre jungen Fasern am Skelett befestigen können. Dadurch entstehen Verhältnisse, die die spätere Umgestaltung der oberen Lagen der Stammuskulatur einleiten. In der schematischen Textfig. 1 ist dieser Zustand, wie er sich nur aus Schnitten in allen Körperebenen durch Tiere dieser Stadien ergibt, dargestellt. Die vom Querfortsatz des 2. Wirbels (2) entspringende Intertransversariusgruppe *itr* zieht nicht direkt zum folgenden Querfortsatz, sondern sie gibt nur einige wenige Fasern an die Oberseite

desselben ab, während ihre Hauptmasse in innigem Zusammenhang mit ihrem Muttersegment nach hinten oben bis in die Höhe der Dornfortsätze zieht. Die jungen Muskelfasern stellen hier die unterste Lage eines dorsal gelegenen ursprünglich interligamentalen Muskelsegmentes (*mo*) dar.

Auf Querschnitten durch jüngere Stadien läßt sich ein Zusammenhang der oberen Muskellage mit einer ventralen Lage feststellen. Die Zone des jungen Muskels liegt dann in der Höhe des Querfortsatzes und bildet den Übergang zwischen dorsaler und ventraler Muskellage, ohne daß weder eine scharfe Trennung der beiden Lagen, noch die Feststellung der Zugehörigkeit der jungen Muskelfasern zu einer der betreffenden Lagen möglich ist. Nach der bald darauf erfolgten Re-

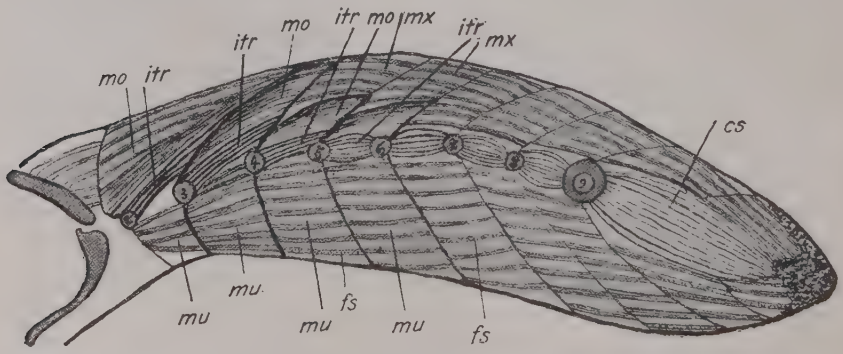


Fig. 1.

mo, obere Lage; *mu*, untere Lage; *mx*, verlagertes Muskelsegment; *itr*, Intertransversarii; *cs*, Coccygeo-sacralis; *2—9*, Querfortsätze.

sorption der ventralen Lage können weitere junge Muskelfasern nur noch von der dorsalen Lage abgeleitet werden.

In der Textfig. 1 ist eine derartige schwache ventrale Muskellage (*mu*) eingezeichnet, die in keinerlei Zusammenhang mehr mit einer oberen Muskellage zu bringen ist. Die jungen Muskelfasern (*itr*) des Intertransversarius des folgenden Segmentes haben eine ähnliche Verlaufsrichtung wie die des vorhergehenden, doch unterscheiden sie sich ebenso wie alle folgenden von dem zwischen den Querfortsätzen des 2. und 3. Wirbels ziehenden durch den Umstand, daß sie einen Teil der obersten Lage eines noch in der Gesamtanlage vorhandenen ursprünglichen interligamentalen Segmentes darstellen. Diese Segmente weisen noch eine starke unterhalb der Querfortsätze liegende Muskelmasse (*mu*) auf. Die Trennung in eine obere und untere Lage erfolgt lediglich durch das Vorhandensein der jungen Muskelfasern (*itr*), die vom Quer-

fortsatz entspringen. Das zwischen den Querfortsätzen des 4. und 5. Wirbels gelegene Muskelsegment (*itr*) erreicht in seinen oberen Lagen nicht mehr die Höhe der Dornfortsätze, sondern ist von einer die Fortsetzung der obersten Lagen des vorhergehenden Segmentes bildenden Muskelmasse (*mx*) überlagert. In dieser Muskelmasse haben wir den Rest eines infolge der Verlagerung nach hinten vom Achsenskelett abgetrennten Muskelsegmentes zu erblicken, das nur am Aufbau des dorsalsten Rückenmuskels, des späteren Longissimus dorsi, beteiligt ist. Der Intertransversarius zwischen den Querfortsätzen des 5. und 6. Wirbels weist ein ähnliches Verhalten auf. Nur haben die jungen Muskelfasern, die am Querfortsatz des 5. Wirbels entspringen, in gleicher Höhe am Querfortsatz des 6. Wirbels Ansatz gefunden. Dadurch ist, wie das auch bei den folgenden Zwischenwirbellagen zu sehen ist, die Abtrennung der jungen Muskellage als eine selbständige junge Muskel-

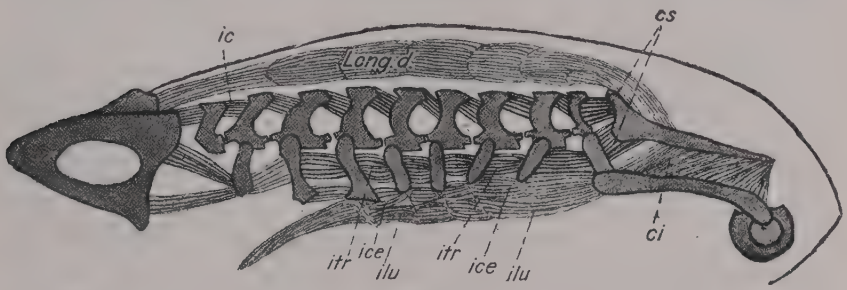


Fig. 2.

ic, Intercrustales; *cs*, Coccygeo-sacralis; *ci*, Coccygeo-iliacus; *itr*, Intertransversarii; *ice*, Intercostales externi; *ilu*, Ileo-lumbaris.

gruppe, die Intertransversarii (*itr*), vollendet. Infolgedessen ist auch eine vollständige Trennung in eine obere und untere Muskellage eingetreten, so daß die über den Intertransversarii gelegenen Muskelmassen nur noch als Teile des Longissimus dorsi aufzufassen sind, ohne daß, lediglich noch aus ihrer Lagebeziehung, auf einen ursprünglichen Zusammenhang derselben mit den unteren Muskelsegmenten geschlossen werden kann. Kaudalwärts vom 9. Wirbel wird diese Trennung von der Muskelgruppe *cs*, dem Coccygeo-sacralis, durchgeführt. Im weiteren Verlauf der Entwicklung schwindet die ventrale Muskellage infolge Resorption, die in Textfig. 1 durch punktierte Fasern (*fs*) als Sarcolyse angedeutet ist, vollständig. Die dorsalen Muskellagen unterliegen einem viel schwächeren Abbau, der von der Neubildung junger Muskelfasern übertroffen wird, so daß aus ihnen ein einheitlicher, vollkommen regenerierter Muskel mit ähnlicher Verlaufsrichtung der Fasern her-

vorgeht. Der so entstandene Longissimus dorsi bildet zusammen mit den während der Metamorphose neu entstandenen Muskelgruppen, den Intercrurales, Intertransversarii, dem Coccygeo-sacralis, Ileo-lumbaris und Coccygeo-iliacus, die Muskulatur des entwickelten Frosches. Damit ist der fertige Muskeltypus der höheren Wirbeltiere erreicht, wie er in der schematischen Textfig. 2 dargestellt ist. Die Figur zeigt sämtliche neu entstandenen dorsalen Stammuskeln der linken Seite und die oberste Schicht des vom Schädel bis zum vorderen Drittel des Os coccygis ziehenden Longissimus dorsi. Von der ursprünglichen Larvenmuskulatur ist, da auch der Longissimus eine Neubildung durch lokale Regeneration darstellt, beim fertigen Frosch nichts mehr vorhanden.

Entstehung neuer Muskelgruppen.

Schon von den frühsten Stadien an tritt die oberste Lage der Muskelsegmente als die Zone des stärksten Wachstums hervor (*wz* in Taf. II, Fig. 2, 3, 4). Durch anhaltendes Wachstum nähert sich diese Zone immer mehr den Wirbelbögen, bis sich schließlich ihre medialsten Fasern an den oberflächlichsten Partien der Wirbelbögen anheften. Bei Tieren, bei denen die hintere Extremität eine deutliche Kniebeuge zeigt, ist auf Querschnitten, wie Taf. IV, Fig. 17 zeigt, die medialste Spitze der oberen Muskellage an den sich dunkler abhebenden jungen Muskelfasern deutlich als die Zone des stärksten Wachstums (*wz*) erkennbar. Die den Wirbelbögen anliegenden Fasern sind nicht von den andern Fasern abgesetzt, doch ist nahezu regelmäßig auf Querschnitten durch diese Stelle eine pigmentierte Fascie zu finden, durch welche die medialsten Lagen als eine besondere Gruppe teilweise abgetrennt sind. In Taf. IV, Fig. 17, hängt diese pigmentierte Fascie (*p*) mit der den Wirbelbogen umkleidenden Fascie zusammen, so daß das Bild einer Pigmentgabel zustande kommt, die eine, sonst sich durch keinerlei Merkmal von den Nachbarfasern unterscheidende Muskelfaserlage als eine besondere Gruppe erscheinen läßt. Nur in den vordersten Körpersegmenten ist in diesem Stadium eine derartige Sonderung der Intercrurales zu erkennen. In den hinteren Körperregionen konstatieren wir nur die starke Annäherung der oberen Muskellage an die Wirbelbögen und das rege Wachstum der medialsten Spitzen. Ein besonderes Kennzeichen weist die medialste Lage hier noch nicht auf. Auf einem älteren Stadium, bei dem die hinteren Extremitäten fünf Zehen erkennen lassen, hat bereits eine weitgehendere Abspaltung der Intercrurales stattgefunden (Taf. II, Fig. 5). In der Höhe des Pro-

cessus spinosus haben die jungen Fasern (*ic*) am Wirbelbogen Ansatz genommen und erscheinen vollkommen von der benachbarten Muskelmasse (*mo*) getrennt. Die trennende Fascie (*p*) hebt sich infolge reichlichen Pigmentes scharf hervor. Weiter nach hinten sehen wir diese pigmentierte Fascie zwischen den medialsten jungen Fasern und der oberen Lage auftreten. In der Höhe des Gelenkfortsatzes (*p.o.*) stehen die jungen Fasern noch vollkommen im Zusammenhang mit der Hauptwachstumszone. Die neuen Muskelgruppen der hinteren Wirbel sind in diesem Stadium bereits vollkommen von der oberen Lage abgespalten, wie entsprechende Querschnitte zeigen. Bei einem nur etwas älteren Tier sind bereits sämtliche Intercrurales von der Lage des späteren Longissimus getrennt. Das verschiedene Wachstum des Skelettes und der nicht im Zusammenhang mit ihm stehenden interligamentalen Fasern bringt die stärkere Absetzung von der oberen Lage und die Verschiebung der jungen Muskeln von ihren Ursprungssegmenten zustande. Längsschnitte zeigen dieselben Verhältnisse. In Taf. II, Fig. 6, sehen wir auf einem Längsschnitt von einem Tier mit ausgebildeten beiden Extremitätenpaaren in *m* ein Muskelsegment, dessen medialste Fasern sich am Wirbelbogen angeheftet haben, ohne daß eine Absetzung der medialsten Lage von der übrigen Muskelmasse erfolgt wäre. Dieses Segment weist demnach auf dem Längsschnitt die dem Querschnitt Taf. IV, Fig. 17, analogen Verhältnisse auf. In dem mehr kopfwärts gelegenen Segment bestehen dieselben Verhältnisse. Dagegen ist der Intercruralis in dem wiederum mehr kopfwärts gelegenen Segment, der vom Wirbelbogen des 1. Wirbels zu dem des 2. zieht, infolge der starken Verschiebung der Muskelmassen vollständig abgesetzt und derart gegen die benachbarten Muskelsegmente verschoben, daß sich das zugehörige Ursprungssegment nicht mehr bestimmen läßt. Im Segment m_1 in Taf. II, Fig. 6, treten die medialsten Fasern ebenfalls stärker als selbständige Gruppe (*ic*) hervor. Sie sind bereits etwas gegen die benachbarte Muskelmasse, die aber noch deutlich als ihr Ursprungssegment zu erkennen ist, verschoben. Auf Schnitten weiter caudalwärts erscheint die Verschiebung der Intercrurales gegen die interligamentalen Segmente immer stärker. Vom 9. Wirbel ziehen die jungen Fasern etwas schräg nach hinten und innen und inserieren an der vordersten Spitze des Os coccygis. Indem die Fasern der Intercrurales vom Proc. spin. nach hinten und unten zum Gelenkfortsatz ziehen, verlaufen nicht alle parallel, so daß der Muskel die Gestalt eines windschiefen Prismas erhält. Auf Längsschnitten erhalten wir daher in den tieferen Lagen stets schräge Anschnitte der jungen Fasern.

Die Gesamtheit dieser neugebildeten Muskeln bildet das Muskelsystem, durch das die einzelnen Wirbelbögen miteinander in direkte funktionelle Beziehung gebracht sind. In Textfig. 2 ist der fertige Zustand dieses eigentlichen Zwischenwirbelmuskelsystems, der Intercrurales (*ic*), schematisch wiedergegeben.

In dem Stadium, das der fortgeschrittenen Abspaltung der Intercrurales entspricht, finden wir, nachdem in dem bindegewebigen Septum früherer Stadien (*s* in Taf. II, Fig. 4) in den vorderen Körperregionen Querfortsätze aufgetreten sind, in der halben Höhe des interligamentalen Segmentes zwischen Querfortsatz des 2. und Querfortsatz des 3. Wirbels am äußersten Rande der Muskelmasse eine kleine Gruppe von jungen Muskelfasern, die erste Anlage des Intertransversarius. Der junge Muskel liegt in der Höhe des Querfortsatzes und bildet den Übergang zwischen einer dorsalen und ventralen Muskellage, ohne daß weder eine scharfe Trennung der beiden Lagen, noch die Feststellung der Zugehörigkeit der jungen Muskelfasern zu einer der betreffenden Lagen möglich ist. Ebenso tritt eine junge Muskelfasergruppe am lateralsten Rande der Muskelmasse in der Sehne des Querfortsatzes des dritten Wirbels auf. Obgleich die Querfortsätze in den hinteren Körperregionen noch fehlen, können wir die kleine Zellgruppe am äußersten Rande der Muskelsegmente bis in die Beckengegend verfolgen. Erst nachdem die hintere Extremität kräftig gewachsen ist, aber noch zur Seite der Schwanzflosse liegt, bilden sich auch in den hinteren Körperregionen die Intertransversarii nahe am Wirbelkörper, in der Sehne der Querfortsätze. Sie erstrecken sich vom Querfortsatz des dritten Wirbels bis in die Beckengegend, wobei in den hinteren Körperregionen die jungen Muskelfasern zahlreicher auftreten als in den vorderen. Die äußere Gruppe hat in diesem Stadium an Masse zugenommen und erscheint in allen Segmenten stärker als die Intertransversariusgruppe. Wenn auch die vordere Extremität durchgebrochen ist, haben die medialen jungen Muskelgruppen nahe am Wirbelkörper die äußere Gruppe in ihrem Wachstum eingeholt und treten in den hinteren Körperregionen sogar stärker als diese auf.

Bei Tieren mit ausgebildeten beiden Extremitätenpaaren, bei denen der Schwanz zudem bis auf einen kleinen Stummel reduziert ist, erscheint der Intertransversarius an der äußersten Spitze des zweiten Querfortsatzes bereits stark angewachsen. Die ventrale Masse dieses Segmentes ist infolge Resorption bereits fast vollständig geschwunden. Die dorsale Lage ist ebenfalls in ein Stadium des Wachstumsstillstandes eingetreten, so daß der junge Muskel kaum einen Zusammen-

hang mit einem dorsalen Segment aufweist. Der Intertransversarius zwischen den Querfortsätzen des 3. und 4. Wirbels entspringt in der Sehne des Querfortsatzes des 3. Wirbels. Die jungen Fasern liegen noch verstreut zwischen alten, sie befinden sich in einem frühen Stadium der Abspaltung. Nur wenige der jungen Fasern ziehen direkt zum Querfortsatz des 4. Wirbels, ihre Hauptmasse erstreckt sich in der Richtung der ehemals schrägen Muskelsepten in die obere Muskellage bis zur Insertion am Dornfortsatz. Hier entsteht der Intertransversarius in dem dorsalen Abschnitt eines ganzen interligamentalen Segmentes. Die äußere junge Muskelgruppe zwischen den Querfortsätzen des 3. und 4. Wirbels erscheint verhältnismäßig klein. Der Intertransversarius zwischen den Querfortsätzen des 4. und 5. Wirbels zeigt dasselbe Verhalten wie die Gruppe der vorhergehenden Querfortsätze. In dieser Region ist die äußere Muskelgruppe stärker, die jungen Fasern sitzen auf Querschnitten wie eine Kappe der oberen Umschlagsfalte des Cöloms auf. Der Intertransversarius zwischen Querfortsatz des 5. und Querfortsatz des 6. Wirbels ist bereits stärker gegen die übrige Muskelmasse abgesetzt und erscheint daher als kräftigeres Muskelbündel. Er erreicht nicht mehr die Höhe der Dornfortsätze, zieht aber auch noch über die Lage des Querfortsatzes hinaus nach oben, entsprechend der Darstellung in der Textfig. 1. Die äußere Muskelgruppe bleibt sich im Verlauf vom Querfortsatz des 4. Wirbels an nach hinten ungefähr gleich. Die lateralsten Fasern begrenzen das Cölom in der ganzen Höhe seiner Ausdehnung. Erst bei dem Intertransversarius (*itr* in Taf. II, Fig. 7), der vom Querfortsatz des 6. zum Querfortsatz des 7. Wirbels zieht, ist die vollständige Absetzung gegenüber der oberen Lage erfolgt. Ebenso gestaltet sich die Ausbildung der Intertransversarii der folgenden Querfortsätze. Vom Querfortsatz des 9. Wirbels ziehen die jungen Fasern schräg nach hinten und innen und inserieren an der Seitenfläche des Os coccygis neben der zuerst beschriebenen Gruppe der Intercrurales.

Auf Querschnitten eines älteren Stadiums, bei dem der Schwanz vollständig geschwunden ist und das aus seinem Abbau hervorgegangene Pigment sich zu beiden Seiten des Os coccygis angesammelt hat, hat die Masse des Intertransversarius, der an der Spitze des Querfortsatzes des 2. Wirbels entspringt, noch weiter zugenommen. Die junge Muskelgruppe erscheint nunmehr als die tiefste Lage eines dorsalen Muskelsegmentes, die ventrale Lage ist vollkommen geschwunden. An seinem vordersten Ende erscheint der junge Muskel bereits von der oberen Muskellage abgesetzt. Einige Schnitte weiter nach hinten sehen wir

ihn vollkommen im Zusammenhang mit ihr, und die neue Muskelgruppe erscheint wenig gegen die obere Lage abgesetzt. Es treten junge Fasern bis zu beträchtlicher Höhe am medialen wie lateralen Rande der Muskelmasse auf. Diese Fasern erstrecken sich auch nach vorn über den Querfortsatz des zweiten Wirbels hinaus. Der junge Intertransversarius inseriert ungefähr in der Hälfte des Querfortsatzes des 3. Wirbels. Wieder einige Schnitte weiter nach hinten, wo an der Stelle des jungen Muskels der Querfortsatz des 3. Wirbels liegt, treten die jungen Fasern immer noch in der oberen Lage bis zu derselben Höhe auf. Auf entsprechenden Längsschnitten durch die vordersten Segmente sieht man ebenfalls junge Muskelfasern zu beiden Seiten von einer mittleren alten Muskelfaserlage in den Lagen oberhalb der Querfortsätze auftreten. Ein Vergleich mit den Querschnitten zeigt, daß diese beiden getrennt erscheinenden jungen Muskellagen nach der Tiefe zu in dem jungen Intertransversarius miteinander zusammenhängen und keinen selbständigen neuen Muskel bilden. Der Intertransversarius zwischen Querfortsatz des 3. und 4. Wirbels aus diesem Stadium entspringt in der Sehne des vorderen Querfortsatzes nahe am Wirbelkörper. Die Zahl seiner Fasern hat stark zugenommen, so daß seine Masse die laterale junge Muskelgruppe berührt. Die Absetzung gegenüber der oberen Muskellage ist noch nicht erfolgt, die jungen Fasern ziehen zum Teil mit dem Segment des Longissimus bis zur Insertion am Dornfortsatz. An der lateralen Muskelgruppe dieser Region ist außer dem ebenfalls starken Wachstum nichts Neues zu konstatieren. Die innere Muskelgruppe zwischen den beiden folgenden Querfortsätzen zeigt noch dasselbe Verhalten, wie die der vorhergehenden. Eine, wenn auch geringere Zahl von jungen Fasern erstreckt sich hinauf in die obere Muskellage bis zur Höhe des Dornfortsatzes. Auf sämtlichen Querschnitten dieses Alters (Taf. III, Fig. 10) erscheinen die innere (*itr*) und äußere neue Gruppe (*al*) zu einer zusammenhängenden Masse verschmolzen. Wir sahen die beiden Gruppen getrennt an ganz verschiedenen Orten entstehen, erst mit zunehmendem Wachstum der jungen Gruppen haben sich die Massen vereinigt. Zudem zeigt dieses Stadium (Taf. III, Fig. 10) deutlich eine Beteiligung von jungen Fasern (*fi*) aus der ventralen Lage an der Massenzunahme der äußeren Gruppe. Diese Abspaltung von jungen Fasern aus der ventralen Lage, die auch bereits in den früher beschriebenen jüngeren Stadien zu sehen ist, liefert ein dünnes Muskelbündel, das an der Ventralfläche der Querfortsätze nach innen von den Epiphysen inseriert. Hinter dem Querfortsatz des 5. Wirbels ist der Intertransversarius stärker abgesetzt,

und seine Fasern erreichen nur noch die Höhe des Gelenkfortsatzes. Von dem Querfortsatz des 6. Wirbels ab erscheinen die Intertransversarii, wie in allen folgenden Segmenten, als vollständig abgesetzte junge Muskelbündel.

Mit fortschreitender Entwicklung der Tiere, d. h. nach vollendeter Resorption des Schwanzes, wächst die Masse der Zwischenmuskeln der Querfortsätze zugleich mit der Längenzunahme der Querfortsätze beständig nach außen und erreicht eine beträchtliche Ausdehnung. Bei der als *al* in Taf. II, Fig. 7 und Taf. III, Fig. 10 bezeichneten äußeren Muskelgruppe vollzieht sich hingegen in den älteren Stadien eine Sonderung der Masse in ein mediales und in ein laterales Muskelbündel. Das mediale zieht von Epiphyse zu Epiphyse der Querfortsätze, das laterale tritt vom Querfortsatz des 4. Wirbels an nach außen von der Epiphyse auf und zieht von der verlängerten, etwas schräg nach hinten gerichteten Sehne (*s* in Taf. II, Fig. 9) eines Querfortsatzes zu der des nächstfolgenden. In Taf. III, Fig. 11 unterscheiden sich die beiden Muskelbündel *ice* und *ilu* schon etwas durch ihren verschiedenen Faserverlauf. Ventralwärts von der Gruppe *ice* und nach innen von der äußeren Portion *ilu* liegt die ventrale Muskellage der Epiphysen *ici*. Diese Anordnung der Muskelgruppen besteht vom Querfortsatz des 4. Wirbels an nach hinten bis zum Querfortsatz des 7. Wirbels. Von der verlängerten Sehne des Querfortsatzes des 7. Wirbels zieht der laterale Teil der äußeren Gruppe unsegmentiert direkt zum Ileum. Durch die starken Verschiebungen der Muskelmassen nach hinten und durch die gleichzeitige Ausbildung des Ileum (*J* in Taf. II, Fig. 8), wird das dem Ileum benachbarte interligamentale Muskelsegment (*m*) auf einen schmalen Raum zusammengedrängt und unterliegt einer schnellen Resorption. Die inneren Lagen der äußeren Gruppe (*ice* in Taf. II, Fig. 8) bewahren gegeneinander die ursprüngliche Lagebeziehung ihrer Entstehungsorte, während die äußere Lage (*ilu*) des Segmentes zwischen siebentem und achtem Querfortsatz so stark nach hinten verlagert ist, daß sie mit der äußeren Lage des nächstfolgenden Segmentes eine einheitliche Muskellage bildet, die am Ileum ihren Ansatz findet.

Die Gesamtheit dieser neu entstandenen Muskeln ist auf Taf. II, Fig. 9 im Frontalschnitt eines fast vollständig entwickelten Tieres übersichtlich zu sehen. Während des Wachstums haben die Muskelgruppen derart an Masse zugenommen, daß nunmehr zwischen der Lage der Intertransversarii (*itr*) und den Lagen der äußeren Muskelgruppen nur noch wenige alte Fasern (*fa*) zu sehen sind. Sie sind aber deutlich als

getrennte Muskelsysteme zu erkennen. Die von den verlängerten, etwas schräg abwärts ziehenden Sehnen inserierenden äußeren Muskellagen (*ilu*) sind länger und erscheinen etwas nach hinten verschoben gegenüber den inneren Gruppen, die von Epiphyse zu Epiphyse ziehen (*ice*). In der hintersten Körperregion sehen wir die unsegmentierte Portion der äußeren Gruppe (*ilu*) von der Sehne des Querfortsatzes des 7. Wirbels direkt zum Ileum verlaufen.

In der Textfig. 2 ist die Gesamtheit der aus diesen beiden Muskelanlagen zwischen den Querfortsätzen der Wirbel gebildeten Muskel schematisch wiedergegeben (*itr*, *ice*, *ilu*). Die beiden inneren Muskelgruppen (*itr*, *ice*) sind Zwischenmuskeln der Querfortsätze. Die Gruppe *itr* charakterisiert sich sowohl nach Entstehung wie nach ihrer definitiven Lage als die Gruppe der eigentlichen Intertransversarii. Ebenfalls eindeutig nach Entstehung und definitiver Lage ist die Gruppe *ilu* charakterisiert als Ileo-lumbaris. Zwischen beiden steht die Gruppe *ice*, die der Entstehung nach zur Gruppe *ilu*, der definitiven Lage nach zur Gruppe *itr* gehört. Diese Gruppe stellt ein Zwischenmuskelsystem der Epiphysen dar. Da einerseits an den Epiphysen beim Frosch rudimentäre Rippenanlagen angenommen werden können, andrerseits die Sehnen dieser Muskelgruppe dem Orte der Rippenanlagen höherer Wirbeltiere entsprechen, so glaube ich diese Muskelgruppe des Frosches als die erste in der Tierreihe auftretende Anlage der Intercostales ansprechen zu dürfen.

Bei jungen Tieren mit deutlich differenzierter hinterer Extremität ist hinter dem 9. Wirbel neben der gerade beginnenden Steißbeinanlage und oberhalb des Ileum ebenfalls eine neue Muskelgruppe zu erkennen. Indem das Ileum nach vorne wächst und die Muskelgruppe an Masse zunimmt, nehmen die jungen Fasern auch am Ileum Ansatz. In seinen obersten Partien liegt der Coccygeo-iliacus neben dem aus den hintersten Intercrurales und den hintersten Intertransversarii gebildeten M. coccygeo-sacralis. Die Hauptmasse des Muskels liegt caudalwärts und ventralwärts vom M. coccygeo-sacralis. Schließlich füllt der Coccygeo-iliacus den ganzen übrigen Raum zwischen Ileum und Os coccygis aus. Der Coccygeo-iliacus geht aus der ventralen Masse des proximalsten Schwanzsegmentes der Larve hervor. In Taf. III, Fig. 12 sehen wir ihn das ganze proximalste Schwanzmuskelsegment mit seinen jungen Fasern erfüllen, aber noch erreichen die jungen Fasern nicht das Os coccygis. Das mehr distale Schwanzsegment (*m*) enthält nur interligamentale alte Fasern. Es ist nicht mehr an der Bildung der neuen Muskelmasse beteiligt.

ci in der Textfig. 2 zeigt den Coccygeo-iliacus in seiner definitiven Gestalt.

Nachdem von dem Longissimus dorsi, der in ein Stadium starken Wachstums durch Längsteilung der Fasern eingetreten ist, in den verschiedenen Wachstumszonen die neuen Muskelgruppen abgespalten worden sind, wird auch seine übrige Masse durch Längsteilung der Fasern erneuert. Auf dem Querschnitt Taf. III, Fig. 11 sehen wir neben der großen Menge junger Fasern (*fi*) in der oberen Muskellage nur noch wenige alte Fasern (*fa*). Auch diese werden schließlich aufgespalten. Die Textfig. 2 zeigt schräg von oben gesehen die oberste Schicht des Longissimus dorsi im fertigen Zustand beim entwickelten Frosch.

Die Reduktion der ventralen Lage geschieht allmählich, sie schreitet vom Schädel nach der Beckengegend zu fort. Nachdem die jungen Fasern, die an den Ventralflächen der Epiphysen inserieren, aus der ventralen Lage abgespalten worden sind, geschieht die Reduktion der ventralen Masse schneller. Wenn der Schwanz bereits vollständig geschwunden ist, dauert die Reduktion der ventralen Masse noch an. In Taf. III, Fig. 11 sehen wir die Reduktion der ventralen Masse in einem fortgeschrittenen Stadium, es sind nur noch wenige alte Fasern (*fa*) vorhanden. Schließlich verschwindet die ventrale Lage vollständig. In der Textfig. 2, die dem fertig entwickelten Tiere entstammt, ist daher keine ventrale Lage mehr eingezeichnet.

Veränderungen des Muskelgewebes.

Die Regeneration des Muskelgewebes geschieht einerseits aus alten Fasern durch Knospung oder Abspaltung junger Fasern (bei Entstehung der Intercrurales, Intertransversarii und Intercostales), andrerseits aus neu hinzukommenden Zellen beim Ileo-lumbaris. Der Abbau der Muskelmasse geschieht durch Sarcolyse.

Nachdem in den frühsten Stadien die Bildung der jungen Muskelfasern ausschließlich aus embryonalem Material erfolgt ist, sehen wir schon frühzeitig, besonders in den oben beschriebenen Wachstumszonen, die weitere Zunahme der Muskelmasse durch Wachstumsvorgänge des Muskelgewebes erfolgen. Der für den embryonalen Bildungsprozeß charakteristische Plasmareichtum der jungen Muskelfasern ist in den jungen Fasern nicht mehr zu sehen, vielmehr setzen sich, wie aus Taf. IV, Fig. 17 zu ersehen, die jungen Faserbündel auf Querschnitten als vollkommen mit Fibrillen ausgefüllte Primitivbündel (*fi*) knospenartig von den alten Fasern (*fa*) ab. Entsprechende Längsschnitte zeigen, daß es sich um keine echte Knospenbildung handelt,

sondern um einen Aufspaltungsprozeß der alten Faser. Im Verlauf dieses Prozesses wird die ganze alte Faser in junge Fasern aufgeteilt. Bei Hämatoxylin-Eosinfärbung sind diese jungen Fasern genau wie die embryonalen jungen Fasern immer stärker gefärbt. Auf einem Schnitt durch eine Wachstumszone lassen sich die verschiedensten Stadien dieses Muskelbildungsprozesses finden. Man sieht alte Fasern, die teils vom Rande her nur eingekerbt, teils vollkommen in zwei Fasern aufgespalten sind, ohne daß an ihrem Rande eine Lage junger Fibrillen in irgend einer Form zu beobachten ist. Daneben sieht man (Taf. IV, Fig. 17) dieselben Bilder mit der einzigen Abweichung, daß große chromatinreiche Kerne im Spalt oder sonst am Rande der Fasern zu finden sind. An andern Fasern sieht man um diese Kerne einen kleinen sich dunkler färbenden Plasmahof, in dem wieder an andern Fasern Muskelfibrillen zu sehen sind, die derart rasch an Masse zunehmen, daß den alten Fasern (*fa*) die in den Abbildungen 17, Taf. IV und 5, Taf. II zu sehenden jungen (*fi*) vollkommen mit Fibrillen ausgefüllten Fasern anliegen. Die jungen Muskelfasern nehmen weiter an Masse zu. Die anfänglich ganz dünnen Trennungsschichten des Perimysium internum verstärken sich. Sowohl die alten, wie die jungen Fasern weisen ein deutlich ausgeprägtes Sarcolemm auf. Die jungen Muskelfasern der medialen Randschichten werden einseitig randwärts abgedrängt und bilden hier einheitliche Lagen junger Muskelfasern. Ihre Fixierung finden die jungen Muskeln in erster Linie durch das bindegewebige Perimysium an denjenigen Haftpunkten, mit denen dasselbe in Verbindung steht. Nach Ausbildung des Sarcolemms wird die Verbindung mit den Haftpunkten durch dieses vermittelt. Daher werden junge Muskelfasern, deren Perimysium mit dem interligamentalen Bindegewebe zusammenhängt, ebenso wie die alten zu interligamentalen Fasern, während diejenigen jungen Muskelfasern der medialen Lagen, deren Perimysium mit den neugebildeten Skelettteilen zusammenhängt, zu einem unmittelbar am Skelett befestigten Muskel werden. Infolge dieser Vorgänge kommt es zu einer Vermehrung der Gesamtmuskelfasermasse, die sich in topographischer Hinsicht charakterisieren läßt, teils als Durchsetzung der alten Muskellage mit jungen Muskelfasern, teils als Bildung neuer Muskellagen an Stellen, an denen vorher überhaupt keine Muskel zu finden waren (*ic* in Taf. II, Fig. 5). Eine derart neugebildete junge Muskellage haben wir in den Intercrurales kennen gelernt, die von Wirbelbogen zu Wirbelbogen ziehen (*ic* in der Textfig. 2). Diese jungen Muskelfasern unterscheiden sich in ihrer ersten Entstehung in keiner Weise

von den zwischen den alten Muskelfasern liegenden. Nur dadurch, daß sie an dem sich entwickelnden Skelett direkten Ansatz finden, stellen sie einen wesentlich andern Muskeltypus dar. Die morphologische Sonderung der von Wirbelbogen zu Wirbelbogen ziehenden jungen Muskelfasern zu der Muskelgruppe der Intercrurales erfolgt, wie oben beschrieben, durch Wachstumsdifferenzen und ist von keinerlei spezifischer Gewebsveränderung begleitet. Gegenüber den übrigen Teilen der alten Muskellage unterscheiden sich die neuentstandenen Muskeln lediglich dadurch, daß sie aus lauter jungen Fasern bestehen, während in den andern Lagen alte und junge Fasern regellos nebeneinander liegen. Die Ausbildung dieser jungen Muskelfasern führt nur zu einer teilweisen Regeneration der alten interligamentalen Muskellagen.

Der embryonale Bildungsmodus wird hauptsächlich in den dorsal gelegenen Teilen bald nahezu vollkommen durch diesen sekundären Muskelbildungsprozeß verdrängt. Nur in den lateralen Randschichten der ventralen Lage bleibt der embryonale Bildungsmodus noch über die Zeit der Ausbildung der Intercrurales erhalten. Während der Ausbildung der Querfortsätze weist gerade diese laterale Randzone der ventralen Muskellagen eine auffallend starke Zahl embryonaler Bildungsfasern auf. Auf Querschnitten (Taf. IV, Fig. 18) bestehen die Randlagen aus lauter embryonalen Muskelfasern (*ef*), die fast zu gleichen Teilen aus jungen, vielfach kranzartig angeordneten Fibrillen (*fl*) und Sarcoplasma (*sp*) mit großen Kernen (*mk*) bestehen. Auf Längsschnitten (Taf. IV, (Fig. 19) sieht man, daß diese Fasern in ihrer ganzen Ausdehnung aus ausgeprägt quergestreiften jungen Fibrillenbündeln (*fl*) und einem kernhaltigen Plasmaschlauch (*sp*) bestehen. Das Plasma ist meist fein granuliert (Taf. IV, Fig. 19), doch können auch starke körnige Einlagen in der Faser vorhanden sein. An einzelnen Stellen kann der Plasmaschlauch um besonders große Kerne herum ausgebuchtet sein, ohne daß die zugehörigen Fibrillen eine entsprechende Richtungsänderung zeigen. Die alten Muskelfasern der inneren Lagen weisen in diesem Stadium eine rege Kernvermehrung auf, die zur Ausbildung von typischen zentralen Kernreihen führen kann (*kr* in Taf. III, Fig. 15). Das ganze Muskelgewebe ist von zahlreichen Blutkapillaren umsponnen, die bis an und zwischen die embryonalen Fasern der Randzone vordringen (*bg* in Taf. IV, Fig. 19). Schon bevor die Ausbildung der Querfortsätze erfolgt, kommt es in der lateralen Muskelmasse an der Stelle, an der wir in jüngeren Stadien die Ausbildung einer starken Sehne (Taf. II, Fig. 4 *s*) beobachten konnten, dicht unter dem Peritoneum zur Ausbildung einer Zellgruppe, deren Kerne sich wie langgestreckte Binde-

gewebszellen anzunehmen und bei Hämatoxylin-Eosinfärbung intensiv blau färben. Die Zellgruppe bildet erst eine in der Gegend der Anlage der Querfortsätze inselartig liegende Anhäufung. Aber noch bevor der Querfortsatz zur Ausbildung gelangt ist, haben sich diese Zellgruppen zu langen Zellsträngen ausgezogen, die den embryonalen Randfasern so dicht anliegen, daß selbst auf den dünnsten Schnitten die Kerne dieser Stränge sich mit den Kernen der embryonalen Plasmaschläuche zu dichten Gruppen zu verbinden scheinen. An denjenigen Stellen, an denen die erste Anlage dieser Zellstränge als intersegmentale Zellinseln zu finden waren, hängen die Stränge mit den Sehnen der Querfortsatzanlagen und falls diese schon so weit entwickelt sind, mit den Querfortsätzen selbst zusammen, so daß sie den lateralsten Teil der breiten Querfortsatzsehnen darstellen. In den übrigen, den eigentlich segmentalen Teilen setzen sich die Zellen zu einzelnen Längsfasern zusammen. Taf. IV, Fig. 19 zeigt in einem Längsschnitt den Zellstrang in ziemlich frühem Stadium. Die Zellen mit den langgestreckten Kernen (*ik*) sind eben im Begriff, sich in Fasern zu ordnen und liegen der äußersten embryonalen Muskelfaser *fi* so dicht an, daß diese einen Teil der Zellgruppe zu bilden scheint. Ein Vergleich dieser Faser mit weiter nach innen zu gelegenen zeigt aber deutlich ihre Zugehörigkeit zu den embryonalen Muskelfasern, manchmal ist auch ein direkter Zusammenhang zu beobachten. Regelmäßig weisen aber diese äußersten embryonalen Fasern keine beträchtliche Länge auf, sondern sie imponieren mehr als Rudimente. Die Muskelkerne in den lateralsten plasmatischen Schläuchen zeigen vielfach dieselbe Gestalt wie die Kerne der Zellstränge (*mk*, *ik* in Taf. IV, Fig. 19), so daß die Feststellung der Zugehörigkeit der Kerne vielfach unmöglich ist. Andrerseits sehen wir aber auch im lateralen Bindegewebe Zellen mit Kerngestalten, die alle Übergänge in Form und Lage bis zu den Kernen der Zellstränge zeigen. Kurz nachdem die lateralen Zellstränge sich über die ganze Länge der Segmente vom zweiten Querfortsatz bis zum neunten erstreckt haben, verschwinden in ihrer unmittelbaren Nähe die embryonalen Muskelbildungserscheinungen. Die Muskelfasern, denen die Zellstränge nunmehr dicht anliegen, zeigen, wie alle Muskelfasern dieser Stadien in dieser Höhe, eine rege Vermehrung durch die oben beschriebene Aufspaltung. Insbesondere kommt es zu den beiden oben beschriebenen Wachstumszonen, aus denen die zwischen den Querfortsätzen sich bildenden Muskelgruppen hervorgehen. Der äußeren dieser Wachstumszonen liegen die Zellstränge dicht an, so daß dieselben von jungen Muskelfasern durchsetzt erscheinen, ohne daß ich feststellen

konnte, ob alle jungen Muskelfasern aus der durch Abspaltung aus alten Muskelfasern entstehenden Wachstumszone stammen, oder ob in den Zellsträngen Fibrillen gebildet werden. Taf. IV, Fig. 18 zeigt einen Querschnitt durch dieses Stadium. Der Zellstrang (*zs*) ist schon von jungen Fasern durchsetzt. In der Nachbarschaft derselben ist das embryonale Wachstum vollständig verschwunden, während an andrer Stelle, besonders in den ventralen Lagen, die Randzone noch embryonale Bildungsprozesse zeigt. Kurz darauf verschwinden aber auch hier diese embryonalen Bildungserscheinungen. Der allgemeine Kernreichtum der alten Muskelfasern bildet sich, ebenso wie die starke Vascularisierung der gesamten Muskelmasse, als allgemeine Erscheinung zurück. Am längsten sind diese Erscheinungen in den hinteren Rumpfsegmenten und den Schwanzsegmenten zu beobachten, aber nach kurzer Zeit treten sie nur noch an einzelnen isolierten Herden auf.

Aus der äußeren Wachstumszone, mit der die Anlage der Zellstränge schon in frühsten Stadien verschmilzt, geht die oben beschriebene Muskelgruppe des Ileo-lumbaris hervor.

Die jungen Muskel der inneren Zone finden an den medialen Sehnenteilen der Querfortsätze ihren Ansatz und stellen die Muskelgruppe der Intertransversarii dar. Diese Gruppe ist anfangs in ihrer Entwicklung etwas hinter der äußeren zurück. Da hier die alten Fasern nicht so dicht von den Abspaltungsprodukten umlagert sind, lassen sich die Abspaltungsvorgänge hier besser beobachten. In Taf. III, Fig. 13 ist eine derartige junge Intertransversariusanlage im Längsschnitt zu sehen. Die junge Muskelgruppe *itr* liegt neben einer alten Muskelfaser (*fa*). In dieser Faser ist ein zentraler Muskelkern (*mk*) zu sehen, der in der Faser einen spindelförmigen Spalt gebildet hat. Der Spalt ist, soweit er nicht von dem Muskelkern selbst eingenommen wird, mit Pigment (*pf*) ausgefüllt. Am lateralen Rand der Faser *fa* ist eine Reihe peripherer Kerne (*pk*) zu sehen, die durch eine lange, feine, plasmatische Faser untereinander und mit der jungen Muskelgruppe *itr* verbunden sind. Diese plasmatische Faser imponiert auf den ersten Blick als ein Schnitt durch einen Sarcolemmschlauch, dem peripher Muskelkerne anhaften. Bei starker Vergrößerung des frei im Zwischenraum zwischen alter Faser und junger Muskelgruppe liegenden Faserstückes (Taf. III, Fig. 14) ist zu sehen, daß diese Faser drei bis vier quergestreifte Muskelfibrillen (*mf*) enthält. Die Ausdehnung der einzelnen verschieden lichtbrechenden Zonen entspricht der der alten Faser. Wie Taf. III, Fig. 13 zeigt, stellt diese Faser zugleich ein Abspaltungsprodukt der alten Faser als

zugleich auch eine junge Faser des Intertransversarius dar. Die Abspaltung findet aber nur in der Ausdehnung der neuen Muskelgruppe statt, die darauf Sehnen ausbildet, die an den Querfortsätzen Ansatz nehmen. Gegenüber dem früher beschriebenen Abspaltungsprozeß besteht der Unterschied, daß nicht mehr die ganze Faser aufgespalten wird, sondern lediglich nur noch die peripheren Muskelkerne sich in einer Faser vereinigen, die sich als junge Muskelfaser von der alten Faser abspaltet. Die Differenzierung der Muskelzellen zu jungen Muskelfasern geschieht noch im Verband mit der alten Faser.

Während dieser Neubildungsvorgänge erleidet das Muskelgewebe der ursprünglich interligamentalen Fasern noch eine andre Art von Gewebsveränderungen. Kurz nachdem es zur Ausbildung und Absonderung der Intercrurales gekommen ist, und während an andern Stellen die oben beschriebenen Neubildungsvorgänge stattfinden, treten an andern Fasern gewebliche Veränderungen auf, die zu einem Zerfall und schließlichen Abbau der alten Fasern führen. Da diese Degenerationsvorgänge nie in ganzen Muskellagen einheitlich, sondern nur an einzelnen Fasern auftreten, und da zu gleicher Zeit die jungen Muskelfasern durch die oben beschriebene Neubildung und durch Wachstum in den oberen Lagen an Masse zunehmen, so erfolgt eine allmähliche Regeneration der gesamten dorsalen Stammuskulatur. Diese Vorgänge haben einen besonders ausgeprägten Verlauf in denjenigen Segmenten, in denen es, wie oben beschrieben, in zwei verschiedenen Wachstumszonen zur Ausbildung neuer Skelettmuskel zwischen den Querfortsätzen der Wirbel kommt. In unmittelbarer Nähe der jungen Fasern sieht man so reichlich zerfallende alte Fasern, daß beide Erscheinungen in einem ursächlichen Zusammenhang zu stehen scheinen. In Taf. IV, Fig. 20 haben wir das typische Bild. Neben einer noch kompakten Muskelfaser *fa* sehen wir inmitten der jungen Fasern (*fi*) eine zerfallende Muskelfaser (*fs*), die das vielfach beschriebene Bild der Sarcolyse zeigt. In unregelmäßiger Anordnung liegen Kerne und Muskelbruchstücke durcheinander. In ihrer Gesamtheit weisen diese Bruchstücke noch Lage und äußere Form der ursprünglichen Faser auf. Die einzelnen Bruchstücke der Fibrillenmasse (Sarcolyten) (*sa* in Taf. IV, Fig. 20) haben verschiedene, meist gekrümmte Gestalt, einige weisen noch Querstreifen auf, während andre ein mehr homogenes und meist dunkleres Aussehen haben. Zwischen den Sarcolyten sieht man chromatinreiche Kerne (*mk*) zerstreut. In der Nachbarschaft der Faser sind zahlreiche Blutkapillaren (*bg*) zu sehen. Die ersten Anzeichen von sarcolytischer Degeneration der Muskelfasern finden sich schon in ziemlich

frühen Stadien. Der oben beschriebene Kernreichtum findet sich auch nach seiner allgemeinen Rückbildung immer noch in der Nähe degenerierender Fasern. Die großen chromatinreichen Kerne sind teils in langen Reihen parallel zur Fibrillenrichtung angeordnet, teils liegen sie unregelmäßig zerstreut quer zwischen den aufgelockerten Fibrillen der Muskelfasern. In Taf. III, Fig. 15 und 16 sind derartige Kernreihen (*kr*) und überall die zerstreuten Muskelkerne zwischen den aufgelockerten Muskelfasern zu sehen. Die Fibrillen der aufgelockerten Fasern haben meist, wie in Taf. IV, Fig. 21 bei *wf*, einen welligen Verlauf. Durch die zwischengelagerten Kerne ganz besonders, wenn dieselben zu langen Kernreihen angeordnet sind, können die Fasern in ihrer Längsrichtung aufgespalten werden. Das in den Spalten auftretende Plasma ist stark pigmentiert (*pf* in Taf. III, Fig. 13). Durch queren Zerfall der Fibrillenbündel entsteht das Bild der sarcolytischen Fasern wie in Taf. IV, Fig. 20. Besondere Merkmale, durch die die Stellen des späteren Querbruches charakterisiert sind, konnte ich im allgemeinen an den Fasern vor dem Zerfall nicht nachweisen. In Taf. III, Fig. 12 zeigen auf Längsschnitten die Fasern eines sich in starker Resorption befindlichen Schwanzsegmentes abwechselnd eine größere dunkle und eine kleinere helle Zone. Einzelne Fasern sind an den hellen Zonen quer gebrochen. Die hellen Zonen entsprechen Stellen der Muskelfaser, an denen die Fibrillen stark aufgelockert sind und die Faser wellenförmig ausgebuchtet ist. In der Regel behalten die Fasern während der Auflockerungs- und Aufspaltungsvorgänge bezüglich der Längsstruktur ihrer Fibrillen ihr normales Aussehen. In Taf. III, Fig. 15 können wir die Faser *fa* als eine durch zwischengelagerte Kerne in Fibrillenbündel aufgespaltene Faser ansehen, die kurz vor dem sarcolytischen Zerfall steht. In Taf. III, Fig. 16 sind alle Übergänge von der Kernreihe (*kr*) bis zu den frei gewordenen Kernen (*mk*), von der Auflockerung der Faser (*af*), der wellenförmigen Anordnung der Fibrillen (*wf*) bis zum queren Zerfallen der einzelnen Fibrillenzüge (*qf*) zu sehen. Insbesondere zeigt die zerfallene Faser, daß der Querbruch sich nicht auf die ganze Faser einheitlich, sondern nur auf die einzelnen Fibrillen in unregelmäßiger Längsordnung erstreckt. Auch tritt er nicht immer in der ganzen Länge der Faser, sondern oft zunächst nur an einem Ende auf. Sämtliche Fibrillen haben noch deutliche Querstreifen. Die infolge der Auflockerung der Fibrillen entstandenen, erst ziemlich fetzig und zerrissen aussehenden Faserbruchstücke in Taf. III, Fig. 16 nehmen bald eine abgerundetere Form wie in Taf. IV, Fig. 20 an. Um die früheren Muskelkerne tritt Plasma

auf, das rasch an Masse zunimmt. Die Muskelbruchstücke verlieren die Querstreifung und werden zu homogenen sich intensiv färbenden Myoplasmaschollen, die, wie in Taf. IV, Fig. 21 (*mp*) zu sehen, in dem immer mehr anwachsenden Plasma der früheren Muskelzellen (*mk*) liegen. Ein Vergleich der Taf. IV, Fig. 21 mit Taf. IV, Fig. 20 zeigt, daß wir es in Taf. IV, Fig. 21 mit einer etwas fortgeschrittenen Phase desselben Einschmelzungs- und Resorptionsprozesses zu tun haben. In der Regel ist schon in dieser Phase ein die sarcolytische Faser umspinnendes Kapillargefäßnetz (*bg* in Taf. IV, Fig. 20) zu sehen, später werden die sarcolytischen Fasern ganz von Blutzellen überschwemmt. Die in dem Plasma der Muskelzellen eingelagerten Myoplasmaschollen werden immer kleiner und verschwinden schließlich ganz. Der aus den früheren Muskelzellen hervorgegangene ziemlich chromatinreiche Gewebsschlauch behält in der Regel noch lange die allgemeine Gestalt der früheren Muskelfaser. Allmählich verliert das Plasma das körnige Aussehen, der Gewebsschlauch wird heller, die Grenzen gegenüber dem anliegenden Bindegewebe verschwinden, so daß schließlich an Stelle der früheren Muskelfaser indifferentes Bindegewebe, das von Fettgewebe durchsetzt werden kann, zu finden ist. Auf diese Weise werden die neuentstandenen Muskeln von den benachbarten Muskellagen getrennt, und durch dieselben Gewebsprozesse verschwinden schließlich alle larvalen Muskelfasern. Diejenigen Teile der Stammuskulatur, in denen zwischen den alten Fasern sich junge gebildet haben, werden schließlich vollkommen regeneriert, während andre Teile, besonders die ganze ventrale Masse, verschwinden. In Taf. III, Fig. 11 sind in den fast vollkommen aus jungen Fasern (*fi*) bestehenden dorsalen Muskellagen nur noch wenige alte Fasern (*fa*) zu sehen, während die ventrale Lage fast ganz, bis auf einige alte Fasern (*fa*), verschwunden ist. An denjenigen Stellen, an denen die sarcolytischen Prozesse an den dicht neben oder in den jungen Muskelanlagen liegenden alten Fasern vor sich gehen und wo, wie das bei den Intertransversarii infolge Verlagerung der alten Muskellage gegenüber der jungen nahezu regelmäßig der Fall ist, die alte Faser eine andre Längenausdehnung als die junge Faser hat, verläuft die Sarcolyse in allen Teilen der alten Faser gleichmäßig, während die jungen Fasern nur in der Ausdehnung ihrer eigenen Anlage zur Ausbildung kommen. Neben dem Mangel direkter Beobachtung irgendwelcher geweblichen Beziehung zwischen beiden Vorgängen, spricht schon dieser Umstand gegen eine direkte Mitwirkung der Sarcolyse am Neubildungsprozeß.

B. Vergleichender Teil.

Ein vergleichender Überblick meiner Untersuchungen ergibt, daß die von GOETTE in das spätere Larvenleben verlegte Umlagerung der Muskelmassen aus der Höhe in die Breite bereits in der frühsten Larvenperiode eingeleitet wird. GOETTE läßt die Trennung der dorsalen Stammuskeln in eine obere und untere Lage durch Verkürzung der intersegmentalen Muskelsepten und Ausbildung der Querfortsätze in einer horizontalen Ebene geschehen. Diese Darstellung GOETTES ist nach meinen Beobachtungen dahin zu ergänzen, daß einerseits die morphologischen Sonderungsvorgänge schon längst vor der Anlage der Querfortsätze eingeleitet werden, und daß andrerseits auch in der ersten Zeit der ausgebildeten Querfortsätze noch keine einheitliche horizontale Trennungsebene durch die verschiedenen Segmente vorhanden ist. Die morphogenen Momente sind wohl in allen Segmenten gleichartig, aber nicht in gleicher Stärke vorhanden. Die auf Wachstumsdifferenzen zwischen Skelett und larvaler Stammuskellage beruhenden Verschiebungen bringen in bestimmten Entwicklungsstadien verschiedene Zustände in den verschiedenen Segmenten hervor, wie Textfigur 1 zeigt. In sehr jungen Stadien bereits wird die Muskelmasse von oben her zusammengedrückt, und es ist ein Abweichen nach außen zur Seite des Nervenrohres und wiederum eine Annäherung der oberen Muskellagen an die mediane Rückenlinie zu konstatieren. Mit fortschreitendem Wachstum nimmt diese topographische Gestaltsveränderung zu und bereitet die durch das Auftreten der Querfortsätze in den verschiedenen Segmenten nicht gleichzeitig, aber schließlich gleichartig zum Abschluß kommende Trennung der Muskelmasse in eine obere und untere Lage in sehr jungen Stadien vor. Durch andauerndes Wachstum der oberen Muskellagen wird schließlich der ganze verfügbare Raum bis zur Mittellinie des Rückens ausgefüllt, und mit der Abplattung der Wirbelbögen und dem Wachstum der Querfortsätze schreitet die Abflachung und seitliche Ausdehnung der Muskelmasse fort. Zugleich konstatierte ich mit GOETTE die Verkürzung der aufrechten schrägen Muskelsepten zu platten kurzen Sehnen und die direkte Anheftung der Muskelmassen am Skelett.

Durch diese Umlagerung der Muskelmassen und Verkürzung der Muskelsepten kommt die von STEINHEIM nur angedeutete Verwandlung der Fischmuskelform in die Muskelform höherer Wirbeltiere zustande. Der ehemals spitze Winkel der Muskelsepten mit der Mittellinie des Rückens wird in einen rechten verwandelt.

A. Schneiders Darstellung der Metamorphose der Rückenmuskulatur, die in dem Untergang sämtlicher interligamentaler Larvenmuskel und der Neubildung der interostealen, wie langen Rückenmuskeln bestehen soll, konnte ich bestätigen und dahin ergänzen, daß ich den Entstehungsort und die Entstehungsart der einzelnen neuen Muskelgruppen feststellte und den Untergang der larvalen Muskel näher verfolgte. Durch Aufspaltung der Muskelfasern werden ursprünglich zentral in der Muskelfaser gelegene Muskelkerne wandständig. Um diese Kerne werden Fibrillen abgeschieden, und es bilden sich junge Muskelfasern. Die jungen Muskelfasern werden durch Verstärkung und Dazwischenwachsen des bindegewebigen Perimysium int. von der alten Faser abgespalten. Diejenigen jungen Muskelfasern, deren Perimysium von Bindegewebszügen abstammt, die an Teilen des Skelettes Haftpunkte besitzen, können dadurch selbst an diesen Skeletteilen ihre Ansatzpunkte finden. In der ersten von mir beschriebenen Gruppe junger Muskeln, den Intercrurales, die aus den obersten und medialen Lagen der Muskelmasse abgespalten werden, haben wir es mit derartigen jungen Muskelfasern zu tun. Diese jungen Muskeln, die zu beiden Seiten der Proc. spinosi entspringen und nach hinten zum Gelenkfortsatz der Wirbelbögen ziehen, stellen unzweifelhaft die Intercrurales (Ecker-Gaupp), Interspinales (A. Schneider) dar. Sämtliche Fasern aller ausgebildeten Intercrurales ziehen von Wirbelbogen zu Wirbelbogen und stellen einen neuen Muskel dar schon zu einer Zeit, in der die Muskellage des Longissimus in der Hauptsache noch aus den larvalen interligamentalen Fasern besteht. Zwischen den Intercrurales der einzelnen Segmente macht sich nur in dem Grad der fortschreitenden Trennung von der alten Muskelmasse ein Unterschied bemerkbar. Lediglich infolge Wachstumsdifferenzen zwischen Skelett und larvaler Stammuskellage verlieren einzelne Segmente früher den Zusammenhang mit den aus ihnen hervorgegangenen Intercrurales und werden so zeitlich und räumlich verschieden von ihnen getrennt. In der Gegend des 3. und 4. Wirbels äußert sich das verschiedene Wachstum von Skelett und benachbarter Muskulatur am schwächsten, infolgedessen bleiben hier die Intercrurales sowohl zeitlich wie räumlich am längsten in nächster Lagebeziehung zu ihren Ursprungssegmenten. Durch rege Muskelneubildung sehen wir im weiteren Entwicklungsverlauf sich die ursprünglich larvale Längsmuskellage regenerieren und zum Longissimus dorsi umformen. Während dieser Umformung hat diese Muskellage derart an Masse zugenommen, daß die oberen Lagen sich über das Achsenskelett und die dazu gehörigen Muskel hinaufschieben. Darauf bleiben

die Intercrurales dauernd von einer Lage des Longissimus dorsi überdeckt. Daher möchte ich die Bemerkung Ecker-Gaupps, daß die Intercrurales bis zum 4. Wirbel selbständige Muskel seien, über die der Long. nur hinwegzieht, die nach vorne sich anschließenden nur tiefere Schichten des Long. darstellen, dahin ergänzen, daß auch die Intercrurales der vordersten Wirbel selbständige Muskel sind.

Die zweite von mir beschriebene neue Muskelgruppe, die den Raum zwischen je zwei Querfortsätzen ausfüllt, demnach die Mm. intertransversarii (A. Schneider, Goette, Ecker-Gaupp) darstellt, hat ihren Ursprung in der Längsspaltung der Muskelfasern, ebenfalls in einer Wachstumszone des Longissimus dorsi. Der Intertransversarius zwischen den Querfortsätzen des 2. und 3. Wirbels nimmt eine besondere Stellung ein, indem er an der äußersten Spitze des Querfortsatzes des zweiten Wirbels entspringt und nur bis zur Mitte des Querfortsatzes des 3. Wirbels reicht, während die nach hinten folgenden Intertransversarii alle nach innen von der Querfortsatzspitze gelegen sind und den ganzen Raum bis zum Wirbelkörper ausfüllen. Das abweichende Verhalten der Insertion des Intertransversarius des 2.—3. Wirbels kann aus der größeren Länge des Querfortsatzes des 3. Wirbels erklärt werden. Ecker-Gaupp vermutet eine Beteiligung der ventralen Muskellage an der Bildung des Intertransversarius zwischen 2. und 3. Wirbel. Ich habe keine Abspaltung von Fasern aus der ventralen Lage zur Bildung der Intertransversariianlage konstatiert. Zwischen den Querfortsätzen des 3. und 4. Wirbels unterscheidet Ecker-Gaupp zwei Intertransversarii, einen medialen und einen lateralen, die Intertransversarii der folgenden Querfortsätze bis zu dem des 9. Wirbels stellt er dar als die tiefsten Schichten seiner Pars medialis des Ileo-lumbaris. Ich konnte die Entstehung der Intertransversarii bis zum Querfortsatz des 3. Wirbels vollständig unabhängig von der des Ileo-lumbaris verfolgen. Die jungen Muskelanlagen sind bei ihrer Entstehung wegen der Kürze der Querfortsätze weit voneinander getrennt. Erst im vollkommen ausgebildeten Zustand gehen die Intertransversarii an den Epihysen unmittelbar in die äußere Muskelgruppe über. Nach seiner Entstehungsart, und da er die Fortsetzung der äußeren Muskelgruppe über den Querfortsatz des 4. Wirbels hinaus bildet, muß ich den von Ecker-Gaupp als lateralen Intertransversarius zwischen Querfortsatz des 3. und 4. Wirbels bezeichneten Muskel als eine selbständige Muskelanlage ansehen, die den in den folgenden Segmenten deutlicher ausgebildeten äußeren Muskelanlagen entspricht, und daher in gleicher Weise von der Anlage der Intertransversarii zu trennen ist. Die ver-

änderten Verhältnisse sind hier unschwer auf die Ausbildung des Schultergürtels und seiner Muskeln zurückzuführen. Daß es in den Segmenten weiter nach vorn nicht mehr zur Ausbildung einer derartigen zweiten Anlage kommt, zeigt, ebenso wie der Mangel eines Querfortsatzes am 1. Wirbel, daß die dem Schädel benachbarten Wirbel sich auch schon beim Frosch in wesentlichen Punkten von den eigentlichen Rumpfwirbeln unterscheiden.

Nach hinten vom neunten Querfortsatz ziehen die Intertransversarii zum Os coccygis und setzen dort neben den hintersten Intercrurales an. Sie bilden zusammen den M. coccygeo-sacralis (Ecker-Gaupp), indem die Intercrurales die kürzeren, medialsten, die Intertransversarii die längeren und lateralsten Fasern liefern. Der Coccygeo-lumbaris v. Kleins wäre demnach mit kleinen Abweichungen der Beschreibung identisch dem Coccygeo-sacralis.

Damit komme ich zur Besprechung der äußeren Muskelgruppe, dem von Ecker-Gaupp so genannten Ileo-lumbaris. Ich sondere die neu entstandene Muskelmasse ebenfalls in einen medialen und lateralen Teil. Der mediale Teil dieser Muskelmasse ist aber nicht identisch mit der Pars medialis von Ecker-Gaupp, da nach diesem Autor aus der Par medialis die Gruppe der Intertransversarii hervorgehen soll. Vielmehr kann die von mir beschriebene selbständige Muskelanlage der Intertransversarii nur als eine Pars medialis aller zwischen und neben den Querfortsätzen sich ausbildenden Muskelmassen, nicht aber als ein sich absondernder Teil einer einheitlichen Muskelmasse gemeint sein. Nach meinen Beobachtungen haben wir es mit zwei verschiedenen aus den interligamentalen Fasern der dorsalen Stammuskeln hervorgehenden Muskelanlagen zu tun: einer inneren, die sich zur Gruppe der Intertransversarii entwickelt, und einer äußeren Gruppe. Mit dieser äußeren Gruppe verschmilzt in den allerersten Anlagestadien eine aus spindelförmigen Zellen hervorgehende Anlage von Zellsträngen. Nach kurzer Zeit spaltet sich diese Anlage wiederum in einen medialen und einen lateralen Teil. Den lateralen Teil glaubte ich als die in den Zellsträngen sich bildende Muskellage des Ileo-lumbaris deuten zu müssen. Den medialen Teil, d. h. die von Epiphyse zu Epiphyse ziehenden Fasern, habe ich in Einklang mit Goettes Feststellung rudimentärer Rippenanlagen beim Frosch und entsprechend Goettes Sonderung der Intertransversarii in eigentliche Intertransversarii und die nach außen gelegenen Intercostales, ebenfalls als Intercostales angesprochen. Die äußere Muskelanlage zwischen 3. und 4. Wirbel enthält dann nur den medialen Teil der äußeren Muskelanlage und stellt somit einen Inter-

costalis dar. Nur den lateralen Teil der äußeren Muskelgruppe betrachte ich als Ileo-lumbaris. Die Intercostales erstrecken sich also zwischen den Epiphysen der Querfortsätze vom 9. bis zum 3. Wirbel, der Ileo-lumbaris vom Ileum bis zu den Sehnen der Rippenfortsätze des 7. bis 4. Wirbels. Der von mir beschriebene Ileo-lumbaris entspricht danach vielmehr dem Ileo-lumbaris von KLEIN mit dem Unterschied, daß dieser die Insertion der Muskelfasern am Querfortsatz des 8. bis 5. Wirbels erfolgen läßt. GOETTE läßt den Ileo-lumbaris als Extremitätenmuskel entstehen, der vom Ileum an der Seite der Rippenfortsätze bis zum 4. Wirbel zieht und später an deren Enden Ansatz nimmt. »An diesem oberflächlich und isoliert gelegenen Muskel kann man sich am leichtesten überzeugen, wie die von den Extremitätengürteln ausstrahlenden Muskel nicht an der Stelle entstehen, wo sie sich später zeigen, sondern durch Hervorwachsen aus dem betreffenden Gliedergürtel dorthin gelangen. Zugleich läßt sich an dieser Muskelanlage gut beobachten, wie die sie zusammensetzenden Spindelzellen sich in Muskelfasern verwandeln.« Diese Angaben GOETTES glaube ich auf die Erscheinungen beziehen zu müssen, die ich als Auftreten von Zellsträngen aus spindelförmigen Zellen und innige Verschmelzung mit der Anlage der äußeren lateralen Muskelgruppe beschrieb. Nachdem in diesen Zellsträngen rasch sich vermehrende Muskelfibrillen aufgetreten sind, sondert sich die neuentstandene Muskellage wieder von der Anlage der später von mir als Intercostales angesprochenen jungen Muskelgruppe. Durch die beschriebene, infolge der Ausbildung des Ileum und der starken Verschiebung der Muskelmassen eintretende Atrophie des neben dem 9. Wirbel gelegenen Muskelsegmentes geht der sehnige Ansatz der Ileo-lumbarisanlage am Querfortsatz des 8. Wirbels verloren, so daß der kräftige Muskelstrang des Ileo-lumbaris hier vom Querfortsatz des 7. Wirbels unsegmentiert über zwei Segmente zum Ileum zieht. Da ich einerseits die Abstammung der die Zellstränge bildenden spindelförmigen Zellen nicht nachweisen konnte, und andrerseits eine Einlagerung von durch Abspaltung aus alten Fasern hervorgegangenen jungen Muskelfasern in die Zellstranganlagen nach meinen Beobachtungen möglich ist, so muß ich die Frage offen lassen, ob der Ileo-lumbaris zu den Stamm- oder zu den Extremitätenmuskeln zu rechnen ist. Ich neige zu der Auffassung, daß in die hinter dem 4. Wirbel segmentiert auftretenden Anlagen der Spindelzellenstränge von den einzelnen Muskelsegmenten stammende Muskelknospen einbezogen werden, die sich mit den Zellsträngen zum Ileo-lumbaris entwickeln. Das Persistieren des embryonalen Muskelbildungstypus am lateralen Rande

der ventralen Lage bis zur Zeit der Ausbildung der Spindelzellstränge weist auf die Möglichkeit einer Knospenabgabe an diese Stränge hin. Ein solcher Muskel würde dann einen Übergangstypus zum Extremitätenmuskel darstellen. Jedenfalls kann ich nicht, wie Ecker-Gaupp, lediglich aus dem Umstand, daß die hinterste Portion des Ileo-lumbaris vom Querfortsatz des 7. Wirbels bis zum Ileum unsegmentiert verläuft, diesen Muskel als Extremitätenmuskel ansprechen.

Ecker-Gaupp vermutet die Entstehung seiner Pars lateralis des Ileo-lumbaris, also der von mir als selbständige äußere Muskelanlage beschriebenen Gruppe, aus der ventralen Muskelmasse. Auch ich konnte, besonders in den Stadien und in den Segmenten, in denen die Trennung der Gesamtmuskelmasse nicht durch ein in der Höhe der Querfortsätze gleichmäßig horizontal ziehendes Septum durchgeführt ist, eine Beteiligung der ventralen Muskelfasern an der von mir als äußere beschriebenen Muskelanlage beobachten. Auch in späteren Stadien ist ein Zusammenhang der nach innen von den Epiphysen liegenden jungen Muskellagen mit den ventralen Lagen nachweisbar. Doch glaube ich die aus den ventralen Lagen stammenden Muskelfasern nach der Trennung der äußeren Anlage in einen medialen und einen lateralen Teil, dem medialen Teil, also den Intercostales, zurechnen zu müssen. Daher möchte ich diese später an den Ventralflächen des Rippenfortsatzteiles der Querfortsätze inserierenden Muskelfasern als Intercostales interni und dementsprechend den übrigen, etwas oberhalb und nach außen gelegenen Teil der Intercostalesanlage, als Intercostales externi bezeichnen.

Andrerseits muß ich mit Ecker-Gaupp den M. coccygeo-iliacus, obwohl er ein Beckengürtelmuskel ist, seiner Entstehung nach als Stammuskel bezeichnen. Er entsteht aus der ventralen Masse des proximalsten Schwanzmuskelsegmentes, wahrscheinlich nach demselben Bildungsmodus wie der Ileo-lumbaris und die Intercostales.

Die Andeutung A. Schneiders, daß der Longissimus dorsi (Extensor dorsi communis) aus jungen Fasern innerhalb der Fascien der Larvenmuskeln entsteht, kann ich dahin ergänzen, daß der Longissimus dorsi in seiner ganzen Masse durch Längsteilung der alten larvalen Muskelfasern erneuert wird. Dabei bestätigt sich auch die Beobachtung Schneiders, daß die jungen Muskelfasern von den alten auf Querschnitten durch die Kleinheit ihrer Primitivbündel leicht zu unterscheiden sind, da sie ja Spaltprodukte der alten sind. Auch die stärkere Färbbarkeit mit Eosin und die stärkere Lichtbrechung der jungen Fasern ist eine regelmäßig wiederkehrende Erscheinung. Der Longissimus hat während der Metamorphose seine Gestalt geändert ent-

sprechend der Gestaltsveränderung der Gesamtmuskelmasse. Morphologisch stellt er aber keinen neuen, sondern nur einen wachsenden, ergänzten Muskel dar.

Durch die Ausbildung der Extremitäten fällt beim erwachsenen Frosch diesen die Aufgabe der Lokomotion zu. Die neugebildeten Muskeln des Stammes haben nur noch für die Bewegung der Wirbelsäule zu sorgen, daher wird ein großer Teil der Larvenmuskeln, insbesondere die Schwanzmuskulatur und die ventrale Lage der dorsalen Stammmuskulatur, funktionslos und geht zugrunde. Es bestätigt sich demnach die Beobachtung A. Schneiders von dem Untergang sämtlicher larvaler interligamentaler Fasern. Die Schwanzmuskulatur ist bereits vollständig resorbiert, wenn in der ventralen Muskellage, nachdem die Intercostales angelegt sind, die Resorptionserscheinungen verstärkt auftreten. Die Reduktion geschieht allmählich durch Resorption einzelner Fasern, die dabei wie der Schwanzmuskel das typische Bild der Sarcolyse bieten. Durch sarcolytischen Zerfall der den jungen Muskelanlagen benachbarten alten Fasern werden die jungen Muskelgruppen auch topographisch von den alten Muskellagen deutlich abgesetzt. Die Sarcolyse weist an den Stellen, an denen sie in unmittelbarer Nähe neuer Muskelbildungsstätten auftritt, genau denselben Typus auf wie an andern Punkten, an denen nur Resorption alter Muskelfasern stattfindet. In der Schwanzgegend sah ich die sarcolytischen Fasern stärker von Blutzellen umspült.

Die Sarcolyse stellt sich nach meinen Beobachtungen als ein reiner Abbauprozeß des Myoplasma dar. Vor dem Zerfall sind an den Fasern als einzige Allgemeinerscheinungen starker Kernreichtum und sehr oft Auflockerung der Fibrillenmassen der Faserbündel zu beobachten. Der Zerfall einer Faser, nachdem er einmal eingeleitet ist, erstreckt sich sehr rasch über die ganze in einem Sarcolemmschlauch liegende Faser. Besondere Erscheinungen, wie das Auftreten von Verdichtungsknoten, wie sie von Schaffer als die Sarcolyse einleitende Gewebsveränderungen beschrieben wurden, konnte ich nicht beobachten. Die Kerne der Fasern wachsen an und nehmen in den aufgelockerten Fibrillenmassen alle Stellungen von der zur Längsachse parallelen bis zu der dazu senkrechten ein. Es kann dabei zur Bildung einer zentralständigen Kernreihe kommen. Die Übereinstimmung im Verhalten der Kerne der degenerierenden Fasern mit den Fasern, durch deren Aufspaltung Muskelneubildung eingeleitet wird, ist so auffallend, daß ich glaube, beide Erscheinungen als denselben reaktiven Kernvermehrungsprozeß ansehen zu dürfen, der in dem einen Fall bei Vorhandensein von noch bildungsfähigem Sarco-

plasma und umbildungsfähigem Myoplasma der Muskelfasern zur Neubildung, im andern Falle zur Degeneration des Myoplasmagewebes führt. Der in beiden Fällen in unmittelbarer Nachbarschaft der Faser auftretende Reichtum an Blutgefäßen ist danach Ausdruck ein und desselben hyperämischen Zustandes. Die in einzelne Fibrillensäulchen aufgespaltenen oder auch nahezu in Einzelfibrillen aufgelockerten Faserbündel zerfallen in der Regel nicht in ihrer ganzen Quere durch einheitliche Bruchlinien. Vielmehr sind die Bruchlinien nur für die einzelnen Muskelsäulchen oder für einige benachbarte Fibrillen einheitlich, so daß die einzelnen Bruchstücke, die immer der Lage nach im Verband der alten Faser bleiben, von vornherein äußerst unregelmäßig angeordnet sind und kurz nach dem Zerfall teilweise ein zerfetztes Aussehen haben können. Aus dem Umstand, daß die Fasern sich fibrillär auflockern auch an Stellen, an denen keine Muskelzellen zu finden sind, und daß auch der quere Zerfall keinerlei direkte Beziehung zum Auftreten bestimmter Zellformen zeigt, glaube ich den Schluß ziehen zu müssen, daß als Folge der Kernvermehrung eine Veränderung des Sarcoplasma vor sich geht. Die Anhäufung des Sarcoplasma um die großen Kerne bei der Bildung von Kernreihen läßt die Annahme zu, daß die anwachsenden Kerne das zwischen den Fibrillen vorhandene Sarcoplasma an sich ziehen, oder daß eine Vermehrung des Sarcoplasma auf Kosten des Myoplasma erfolgt. Mit dieser Annahme ließe sich die Vorstellung Barfurths vereinen, wonach die Sarcolyse ein Gerinnungsvorgang sein soll. Jedenfalls glaube ich einen passiven Zerfall der vorher durch Gewebsveränderung brüchig gewordenen Fibrillen annehmen zu müssen. Nach dem Zerfall zeigen die Zellkerne in der Regel einen Plasmasaum, der anwächst und schließlich die Bruchstücke der Muskelfaser, die eigentlichen Sarcolyten, einhüllt. Die Sarcolyten zeigen noch lange deutliche Querstreifung, die den abgerundeten und gekrümmten Formen das Aussehen von Maden gibt. Der Verlust der Querstreifung und die homogene dunklere Färbbarkeit der Myoplasmaschollen deutet auf weitere Veränderung des Myoplasma hin. Bei dieser Gewebsveränderung glaube ich den Muskelzellen und deren Plasma eine aktive Rolle zuschreiben zu können. Ich schließe mich daher den Vertretern der Theorie eines Abbaues der Sarcolyten durch das Plasma der früheren Muskelzellen an. In der Überschwemmung der sarcolytischen Fasern durch Blutzellen, wie sie nach Zerfall der Fibrillenmasse erfolgen kann, erblicke ich lediglich eine Hyperämie, die bei der Fortschaffung der schon abgebauten Produkte mithilft. Irgendwelche Verwendung von Elementen der sarcolytischen Fasern als Bildungselemente jungen

Muskelgewebes konnte ich nie beobachten. Vielmehr sprechen alle meine Beobachtungen gegen eine solche Annahme. Die Sarcolyse ist die Umkehrung des geweblichen Differenzierungsprozesses der Muskelneubildung; dieselben Elemente, die bei der Muskelneubildung das Myoplasma differenzierten, bauen es bei der Sarcolyse auch wiederum ab.

Der Sarcolyse kommt nur insofern eine morphogene Bedeutung zu, als durch sie ganze Muskellagen abgebaut werden. Die Sarcolyse bringt demnach die durch die Muskelneubildung erfolgte Gestaltsveränderung der dorsalen Gesamtmuskelmasse des Frosches mit dem Abschluß der Metamorphose zur klaren Ausprägung.

Zusammenfassung.

Die morphologischen Sonderungsvorgänge, die während der Metamorphose zur Umlagerung der dorsalen Stammuskulatur aus der Höhe in die Breite und zur Trennung in eine dorsale und ventrale Lage führen, beginnen schon in sehr frühen Larvenstadien und sind auch mit der Ausbildung der Querfortsätze noch nicht abgeschlossen. Die morphogenen Vorgänge vollziehen sich in allen Segmenten gleichartig, aber nicht gleichzeitig.

Die Veränderung des Muskeltypus wird verstärkt durch die Anlage neuer, zwischen Skeletteilen sich entwickelnder Muskelgruppen.

Die Resorption der alten interligamentalen Muskelfasern, insbesondere der ventralen Lage, beendet den Übergang vom Fischmuskeltypus zum Muskeltypus der höheren Wirbeltiere.

Die Anlage der neuen, zwischen den Skeletteilen sich entwickelnden Muskelgruppen stellt sich als Regenerationsprozeß dar und geschieht durch Abspaltung junger Muskelfasern von den alten Fasern.

Von den obersten Schichten der anwachsenden larvalen Längsmuskellage sondern sich als frühste Anlage die von Wirbelbogen zu Wirbelbogen ziehenden Mm. intercrurales ab. Die Wachstumsdifferenz zwischen Skelett und Längsmuskulatur hat eine frühzeitige und je nach Segment verschieden ausgeprägte Trennung der jungen Intercrurales von ihren Ursprungssegmenten zur Folge.

Während der durch Regeneration der dorsalen Längsmuskellagen sich vollziehenden Umformung dieser Lagen zum Longissimus dorsi, gehen zwischen den Querfortsätzen ebenfalls aus Wachstumszonen des Longissimus eine innere und eine äußere Muskelgruppe hervor, die von Querfortsatz zu Querfortsatz ziehen.

Die innere Gruppe ist in ihrer Anlage einheitlich und stellt die eigentlichen Mm. intertransversarii dar. Der vom 9. Wirbel zum

Os coccygis ziehende Intercruralis bildet mit dem entsprechenden Intertransversarius zusammen den M. coccygeo-sacralis.

Die äußere der zwischen den Querfortsätzen sich entwickelnden Muskelanlagen ist ihrer Entstehung nach nicht einheitlich. An ihrer Bildung beteiligen sich junge Muskelfasern sowohl der dorsalen als auch der ventralen Lage, ferner vereinigt sich mit ihr eine am Epiphysenende der Querfortsätze des 4.—7. Wirbels aus spindelförmigen Zellen hervorgehende besondere Anlage, in der sich junge Muskelfasern entwickeln. Die Gesamtheit dieser Anlage sondert sich später wieder in eine laterale und eine mediale Lage. Die medialen, von Epiphyse zu Epiphyse ziehenden Muskelfasern sind ihrer Entstehung nach Mm. intercostales. Sie sind in eine obere äußere und eine untere innere Lage gespalten, von denen die erstere den Mm. intercostales externi, die letztere den Mm. intercostales interni entspricht.

Die lateralen, von den sehnigen Fortsätzen der Epiphysen des 4.—7. Wirbels entspringenden und am Ileum ansetzenden Fasern bilden den M. ileo-lumbaris.

Der M. coccygeo-iliacus geht aus der ventralen Masse des proximalsten Schwanzsegmentes in ähnlicher Weise hervor.

Der Abbau der alten Muskelfasern geschieht durch Sarcolyse. Die Sarcolyse hat keine eigentlich histiogene Bedeutung. —

Straßburg (Elsaß), im Oktober 1916.

Literaturverzeichnis.

1a. Barfurth, Die Rückbildung des Froschlarvenschwanzes und die sogenannten Sarcoplasten. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIX. 1887.

1b. — Zur Regeneration der Gewebe. Archiv für mikr. Anat. Bd. XXXVII. 1891.

2. Bataillon, Recherches anatomiques et expérimentales sur la métamorphose des amphibiens anoures. Anal. de l'Université de Lyon. Tom. II. 1891.

3. Dugès, Recherches sur l'Ostéologie et la myologie des batraciens à leurs différents âges. Paris 1834.

4. A. Eckers und R. Wiedersheims Anatomie des Frosches von Gaupp. I. Braunschweig 1896.

5. Felix, Über Wachstum der quergestreiften Muskulatur nach Beobachtungen am Menschen. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. XLVIII.

6. Fraisse, Die Regeneration von Geweben und Organen bei den Wirbeltieren. Kassel und Berlin 1885.

7. Goette, Die Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.

8. Klein, Dr. v., Beiträge zur Anatomie der ungeschwänzten Batrachier. Württ. naturwiss. Jahreshefte. 1850.
9. Loos, Über Degenerationserscheinungen im Tierreich. Fürstl. Jablonowskische Gesellschaft. Leipzig. Nr. 10. 1889.
10. Margo, Neue Untersuchungen über die Entwicklung, das Wachstum, die Neubildung und den feineren Bau der Muskelfasern. Denkschr. d. K. Akad. d. Wiss. Naturwiss. Kl. Bd. XX. 1862.
11. Mayer, S., Einige Bemerkungen zur Lehre von der Rückbildung quergestreifter Muskelfasern. Prager Zeitschr. f. Heilkunde. Bd. VIII.
12. Metschnikoff, La phagocytose musculaire. I. Part. Anal. de l'Institut Pasteur. 1892.
13. Nauwerck, Über Muskelregenerationen nach Verletzungen. Jena 1890.
14. Neumann, E., Über Heilungsprozeß nach Verletzungen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. IV. 1868.
15. Paneth, Die Entwicklung der quergestreiften Muskelfasern aus Sarcoplasten. Sitzungsber. Kais. Akad. d. Wiss. Abt. III. Bd. XCII. 1885.
16. Schaffer, J., Beiträge zur Histologie und Histogenese der quergestreiften Muskelfasern des Menschen und einiger Wirbeltiere. Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wiss. Abt. III. Bd. CII. 1893.
17. Schneider, A., Beitrag zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. Anhang. Berlin 1879.
18. Stannius, Handbuch der Anatomie der Wirbeltiere.
19. Steinheim, Die Entwicklung des Frosch-Embryos. Abhdl. aus d. Geb. d. Naturwiss. Hamburg 1846.
20. Waldeyer, Über die Veränderung der quergestreiften Muskeln bei der Entzündung, sowie über Regeneration derselben nach Substanzdefekten. Arch. f. Pathol., Anat. u. Phys. Bd. XXXIV. 1865.
21. Zenker, Über die Veränderung der willkürlichen Muskeln im Typhus abdominalis. Leipzig 1864.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Bezeichnungen:

m, Muskelsegment;
ch, Chorda;
c, Cölom;
wz, Wachstumszone;
fa, alte Fasern;
fi, junge Fasern;
mo, obere Muskellage;
mu, untere Muskellage;
q, Querfortsatz;
mk, Muskelkerne;
fl, Fibrillen;
ic, Intercrurales;
itr, Intertransversarii;
al, äußere junge Muskellage;
ice, Intercostales externi;
ici, Intercostales interni;
ilu, Ileo-lumbaris.

Tafel II.

Fig. 1. Sagittalschnitt einer wenige Tage alten Larve. Die Muskelsegmente *m* sind tütenartig ineinander geschoben. Apochromat 16 mm, Kompens.-Ocular 4 Zeiss, Vergr. 62, Auszug 25,5 cm.

Fig. 2. Querschnitt durch vordere Körperregion einer sehr jungen Larve. Die Muskelmasse *m* ist zusammengesunken und weicht zur Seite des Nervenrohres seitlich aus. Allgemeine Bezeichnungen. Apochromat 16 mm, Ocular 4 Zeiss, Vergr. 62, Auszug 25,5 cm.

Fig. 3. Querschnitt durch vordere Körperregion einer etwas älteren Larve. Die Umlagerung der Muskelmassen ist fortgeschritten. *bf*, bindegewebige Fascie. Allgemeine Bezeichnungen. Apochromat 16 mm, Ocular 4 Zeiss, Vergr. 62, Auszug 25,5 cm.

Fig. 4. Querschnitt durch eine etwas ältere Larve. Mit dem Auftreten des bindegewebigen Septum *s* ist die Trennung in eine obere Lage *mo* und eine untere Muskellage *mu* zum vorläufigen Abschluß gebracht. *u*, Wirbelbogen. Allgemeine Bezeichnungen. Apochromat 16 mm, Ocular 4 Zeiss, Vergr. 62, Auszug 28 cm.

Fig. 5. Larve, bei der die hinteren Extremitäten fünf Zehen erkennen lassen. In der Höhe des Gelenkfortsatzes *po* sind die jungen Fasern noch nicht von der Wachstumszone abgesetzt. Apochromat 8 mm, Ocular 4 Zeiss, Vergr. 125, Auszug 25 cm.

Fig. 6. Frontalschnitt einer Larve mit beiden Extremitätenpaaren. Die medialsten Fasern des Segmentes *m* haben sich am Wirbelbogen angeheftet, sind aber noch nicht von der benachbarten Muskelmasse abgesetzt. Bei Segment *m* ist die junge Muskelgruppe *ic* gegen das Ursprungssegment verschoben. Apochromat 16 mm, Ocular 2 Zeiss, Vergr. 31, Auszug 42 cm.

Fig. 7. Querschnitt einer Larve, deren Schwanz bis auf einen Stummel reduziert ist. Die jungen Muskelgruppen *itr* und *al* zwischen den Querfortsätzen des 6. und 7. Wirbels. Apochromat 16 mm, Ocular 4 Zeiss, Vergr. 62, Auszug 42 cm.

Fig. 8. Frontalschnitt eines Tieres mit ausgebildeten Extremitätenpaaren. Muskelsegment *m* bei Ileum *J* atrophisch. Die laterale Lage *ilu* der jungen Muskelgruppen zwischen den Querfortsätzen des 7. und 8. Wirbels nach hinten verlagert und bilden mit der äußeren Gruppe des nächsten Segmentes eine Lage. Apochromat 8 mm, Zeiss, Vergr. 62, Auszug 42,5 cm.

Fig. 9. Frontalschnitt eines fast vollständig entwickelten Tieres. *itr*, *ice*, *ilu*, allgemeine Bezeichnungen. Achromat a. Compens.-Ocular 8 mm, Auszug 25 cm.

Tafel III.

Fig. 10. Querschnitt einer Larve, bei der zwei Pigmentflecken als Rest des Schwanzes zu sehen sind. Die äußere junge Muskellage *al* ist mit der medialen jungen Muskelgruppe *itr* zu einer Lage verschmolzen. *fi*, junge Fasern der unteren Muskellage inserieren an der Ventralfläche der Epiphyse. Apochromat 8 mm, Ocular 4 Zeiss, Vergr. 125, Auszug 20,5 cm.

Fig. 11. Querschnitt eines Tieres mit reduziertem Schwanz. An der äußeren Muskellage eine mediale Lage *ice* und eine laterale *ilu*. Apochromat 4 mm, Ocular 4 Zeiss, Vergr. 250, Ausz. 25 cm.

Fig. 12. Schwanzsegment. Frontalschnitt eines Tieres mit ausgebildeten Extremitätenpaaren. *ci*, der aus dem proximalsten Schwanzsegment hervorgehende Coccygeo-iliacus. Das nächstfolgende Segment *m* nicht an der Bildung der jungen Muskelgruppe beteiligt. Dunkle und helle Zonen der alten Fasern.

Vielfach Querbruch an den hellen Zonen. Apochromat 16 mm, Ocular 4 Zeiss, Vergr. 62, Auszug 20,5 cm.

Fig. 13. Längsschnitt eines Tieres mit Durchbruch der vorderen Extremitäten. *mk*, Muskelkern. *pf*, Pigment in dem Sarcoplasma der Faser; *pk*, periphere Kerne der alten Faser *fa*; *sf*, Sarcoplasmafaser. Apochromat 4 mm, Ocular 2 Zeiss, Vergr. 125, Auszug 42 cm.

Fig. 14. Längsschnitt eines Tieres, dessen vordere Extremität durchgebrochen ist. *itr*, Intertransversariigruppe. Sarcoplasmafaser *sf* zeigt Muskelfibrillen *mf*. Homog. Imm. 2 mm, Ocular 8 Zeiss, Vergr. 1000, Auszug 24 cm.

Fig. 15. Frontalschnitt eines Tieres mit beiden Extremitätenpaaren. *kr*, Kernreihe einer Faser; *fa*, alte Faser mit gelockerten Fibrillen. Apochromat 4 mm, Ocular 2 Zeiss, Vergr. 125, Auszug 41 cm.

Fig. 16. Frontalschnitt eines Tieres wie Fig. 15. Es finden sich alle Übergänge von der Kernreihe *kr* bis zu zerstreut angeordneten Kernen *mk*, Lockerung der Fibrillen, wellige Anordnung, Zerfall der Fibrillenbündel. Apochromat 4 mm, Ocular 4 Zeiss, Vergr. 250, Auszug 25 cm.

Tafel IV.

Fig. 17. Querschnitt einer Larve, deren hintere Extremität eine deutliche Kniebeuge zeigt. Wachstumszone *wz*. Die medialsten Fasern derselben durch eine pigmentierte Fascie abgesondert. *fa*, alte, *fi*, junge Fasern. Apochromat 8 mm, Ocular 4 Zeiss, Zeichnung vergrößert.

Fig. 18. Querschnitt hinter dem vierten Querfortsatz eines Tieres, dessen hintere Extremität fünf Zehen erkennen läßt. In der Randzone der ventralen Lage embryonale Muskelfasern *ef*, die fast zu gleichen Teilen aus Fibrillen *fl* und Sarcoplasma *sp* mit großen Muskelkernen *mk* bestehen. *zs*, Zellstrang. Apochromat 8 mm, Ocular 4 Zeiss, Zeichnung vergrößert.

Fig. 19. Frontalschnitt einer Larve mit deutlich differenzierter Extremität. Am lateralen Rande Kerne *ik*, deren Zellen sich zu Fasern ordnen. *fi*, junge Fasern mit Fibrillenlage *fl* und Plasmasaum *sp*; *mk*, Muskelkerne. Apochromat 4 mm, Ocular 8 Zeiss, Zeichnung vergrößert.

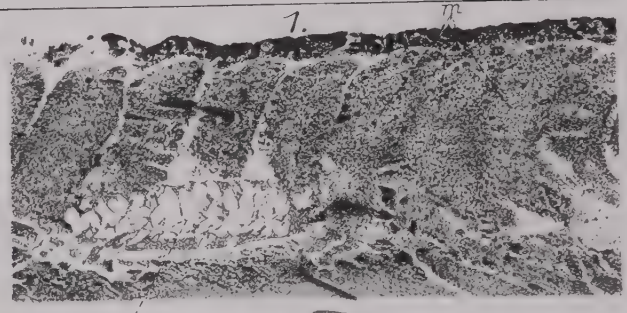
Fig. 20. Frontalschnitt einer Larve mit ausgebildeten Extremitätenpaaren. *fa*, alte, *fi*, junge Fasern. Dazwischen eine sarcolytische Faser *fs*. Die Sarcolyten *Sa* zeigen Querstreifung. *bg*, Blutgefäße. Apochromat 4 mm, Ocular 4 mm Zeiss, Zeichnung vergrößert.

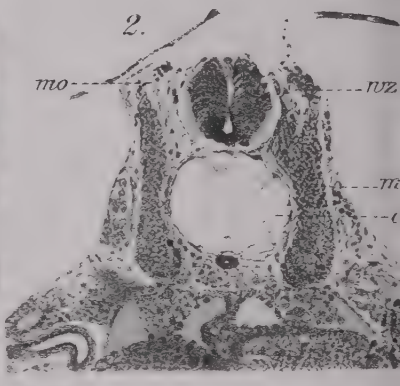
Fig. 21. Frontalschnitt aus Stadium wie Fig. 19. *wf*, wellenförmige Fibrillen, fortgeschrittene Resorption der Sarcolyten; *mp*, Myoplasmaschollen eingelagert in Plasma der Muskelzellen *mk*. Apochromat 4 mm, Ocular 4 mm Zeiss, Zeichnung vergrößert.

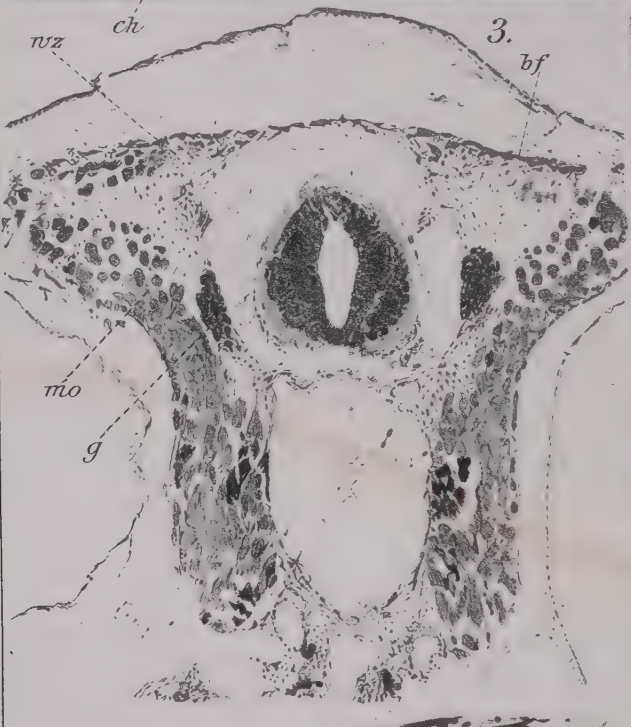
Lebenslauf.

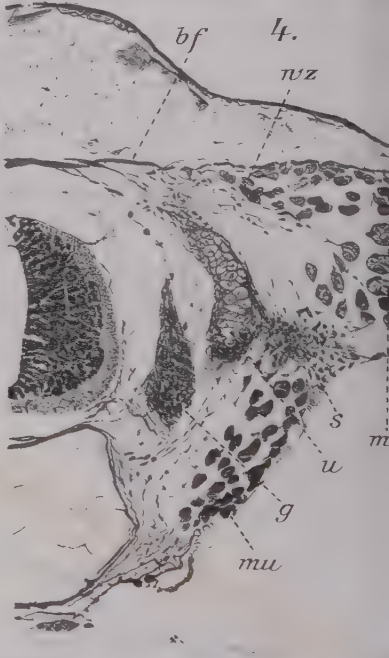
Ich, Helene Eberhardine Müller, bin geboren am 31. Oktober 1890 zu Hilchenbach in Westfalen. Ich besuchte die Höhere Töchterschule zu Stift Keppel, trat Ostern 1906 in die realgymnasialen Kurse für Mädchen in Bonn ein und bestand Ostern 1910 die Reifeprüfung am dortigen städtischen Realgymnasium. Vom Sommersemester 1911 ab widmete ich mich zunächst dem Studium der neueren Sprachen und hörte zugleich Kollegs über Botanik und Zoologie in Bonn und Jena. Darauf ging ich ganz zum Studium der Naturwissenschaften über an den Universitäten Berlin, Marburg und Straßburg (Els.). Meine Dissertation habe ich am Zoologischen Institut zu Straßburg (Els.) angefertigt. Herrn Professor Dr. Goette, der mir in liebenswürdiger Weise das Thema überlassen hat, sowie allen meinen hochverehrten Lehrern sage ich auch an dieser Stelle meinen ergebensten Dank.

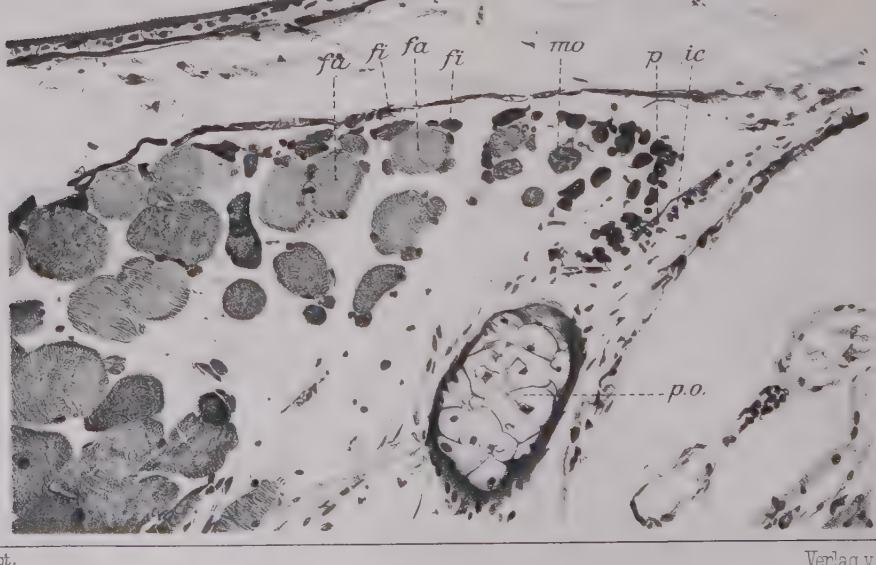
Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

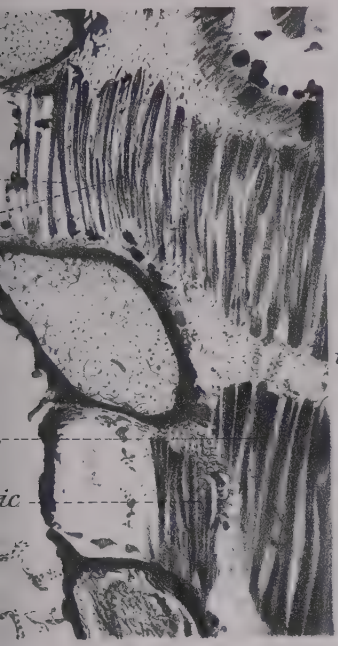

1.
rr


2.
mo
nvz


nvz
ch
3.
bf
mo
g

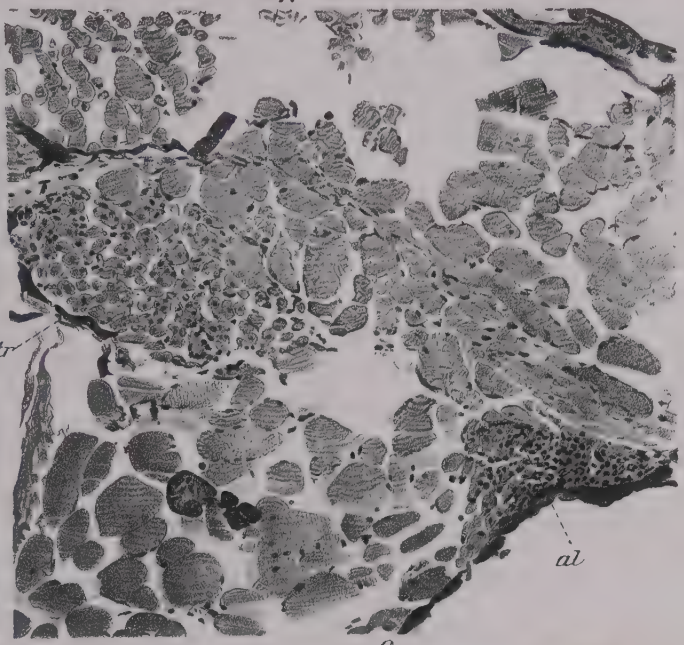

bf
4.
nvz
s
u
g
mu


5.
fa
fi
fa
fi
mo
p
ic
p.o.

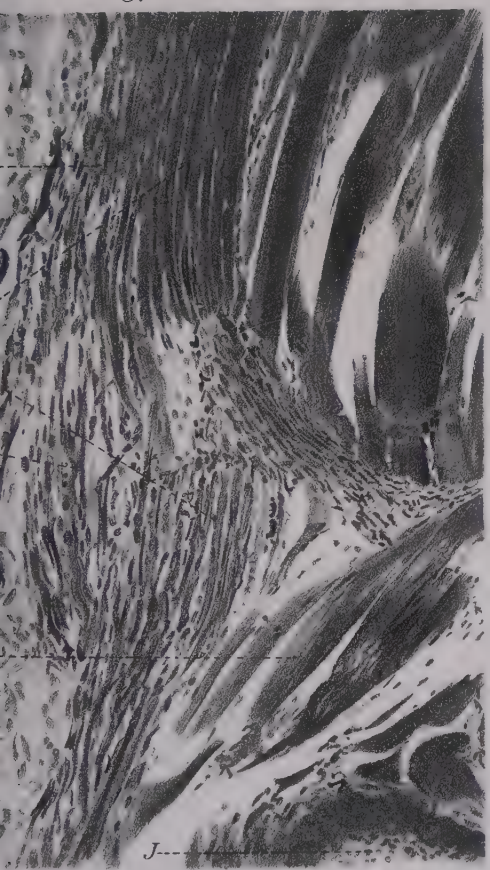


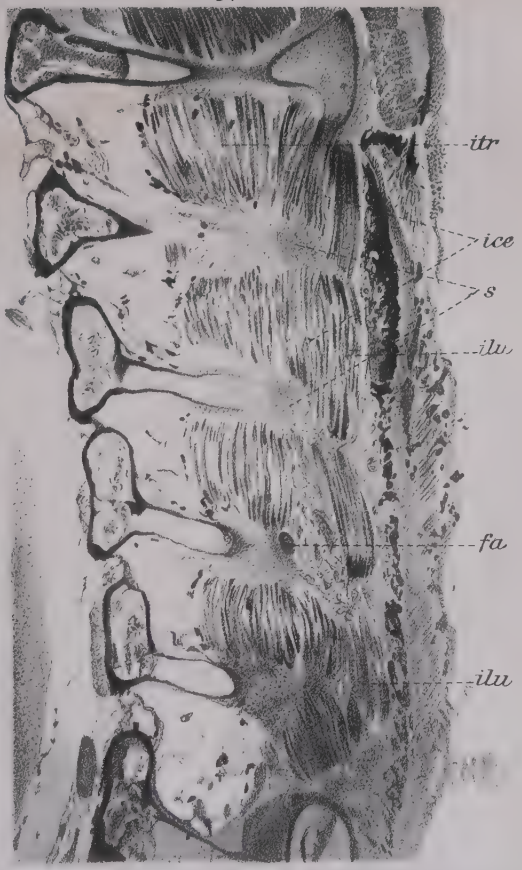
8.

7.



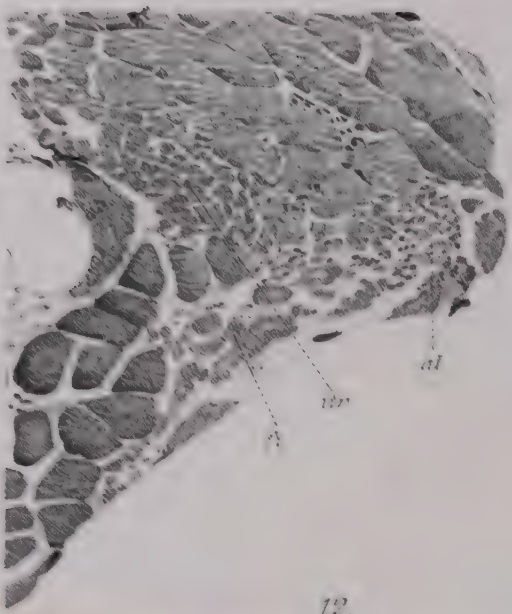
9.



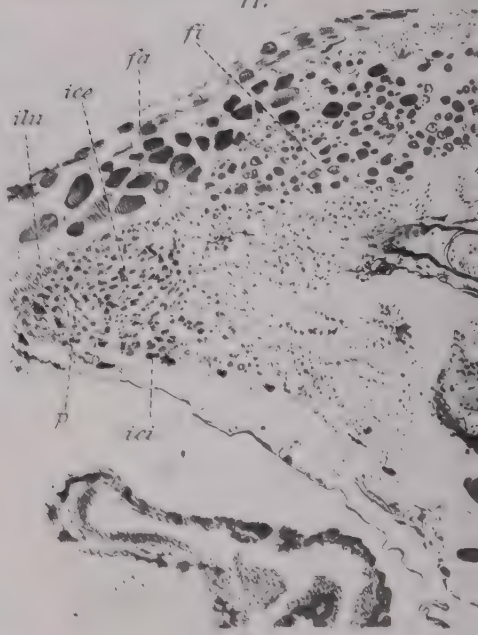


Lith Anst v E A Funke, Leipzig

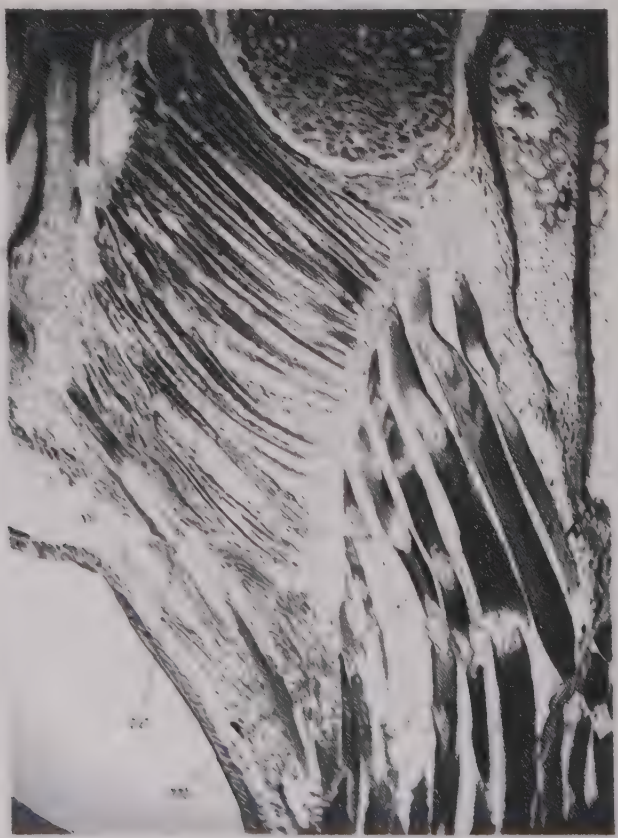
10.



11.

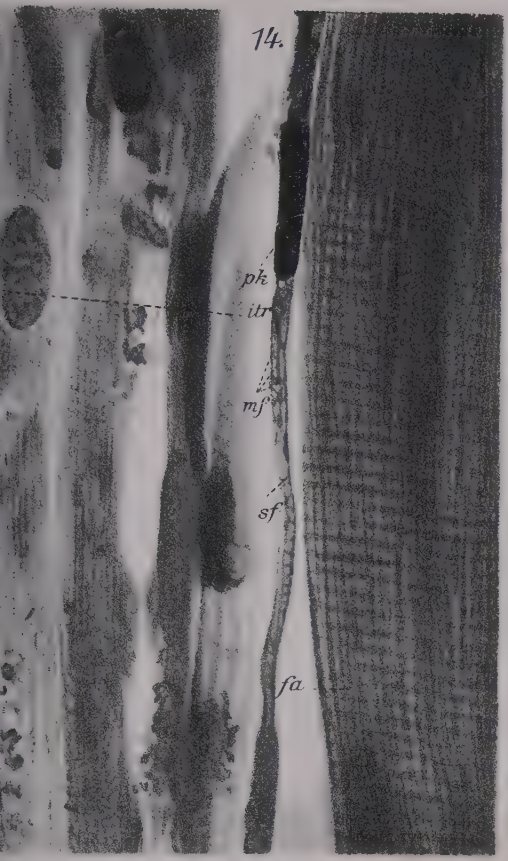


12.



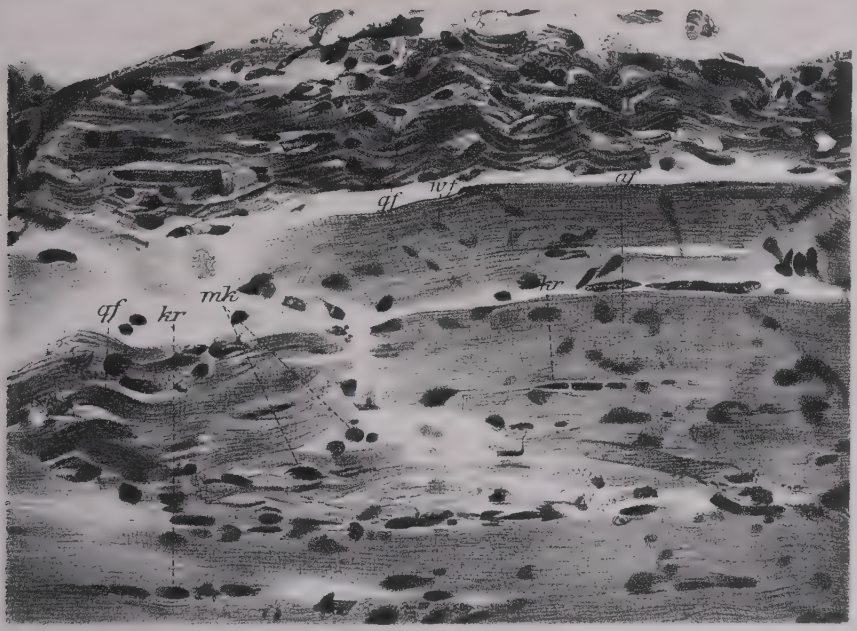
13.

14.



15.

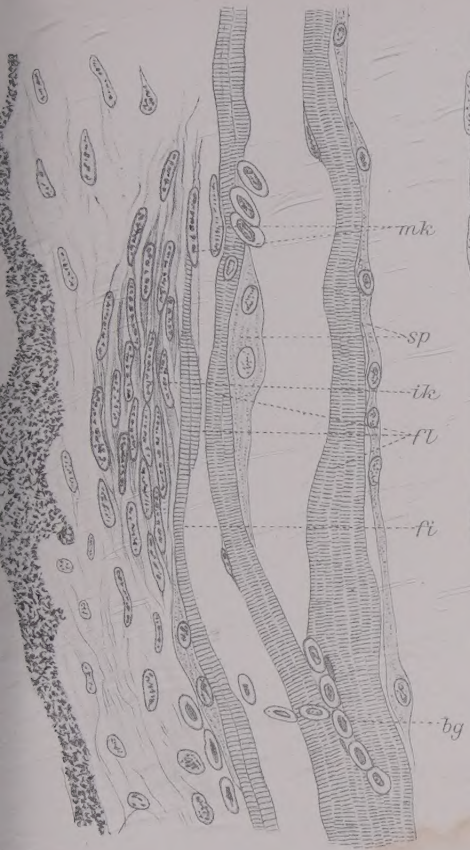
16.



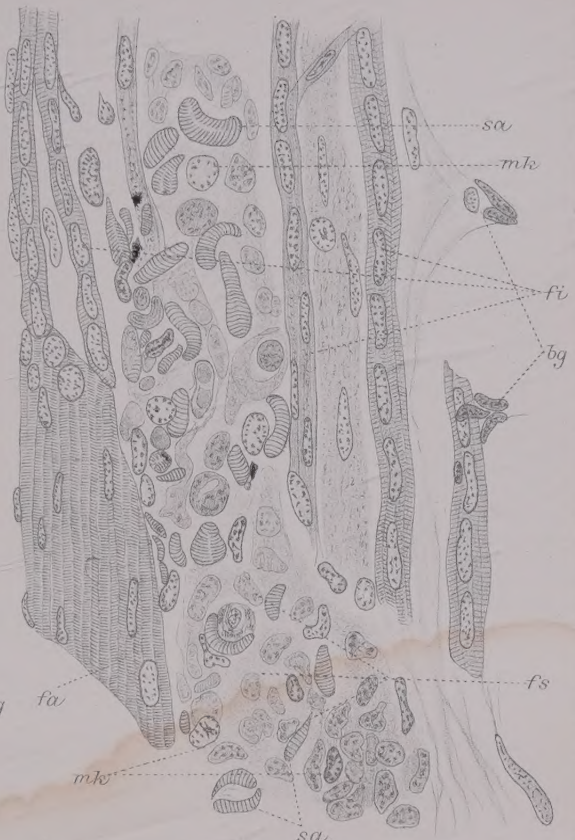
Lith Anst v E A Funke Leipzig

17.

18.



19.



20.

21.

Lith. Anst. v. B. A. Funke, Leipzig.

ann in Leipzig.